

Tunicatenstudien.

Von

Prof. A. Korotneff

in Kieff.

Mit Tafel 14—16 und 9 Zincographien.

Diese Studien sollen verschiedene noch dunkle Fragen aus dem Gebiete der Tunicaten behandeln. Für jetzt werde ich mich nur bemühen, etwas Neues über den Keimstock, die Phagocyten und die Embryologie der Salpen zu bringen. Die gegenwärtige Arbeit zerfällt daher in drei Capitel: 1) Knospung des Keimstockes; 2) Phagocytose im Embryo und 3) Studien über die ersten Erscheinungen bei der Entwicklung. Im 1. Capitel versuche ich aus den verschiedenen Angaben, die über diesen Gegenstand bekannt sind, die Wahrheit zu schöpfen, wobei ich mich auf meine eigenen Untersuchungen stütze; im 2. Capitel bemühe ich mich, die Bedeutung der verschiedenen Zellenarten, die im reifen Embryo massenhaft vorkommen, morphologisch und physiologisch zu bestimmen, und endlich im 3. Capitel beschreibe ich einige neue Thatsachen aus der Salpenembryologie, die mir erlauben sollen, mich in der so strittigen Frage, ob eigentlich das Ei oder die es umgebenden follicularen Zellen (Kalymmocyten) den Embryo aufbauen, auszusprechen.

1. Knospung des Keimstockes bei den Salpen.

Indem ich auf die umfangreiche Litteratur über diesen Gegenstand nicht eingehe, werde ich nur die Untersuchungen von KOWALEVSKY¹, TODARO², SALENSKY³ und SEELIGER⁴ erwähnen. Unser

¹ A. KOWALEVSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1868.

² F. TODARO, Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma 1875.

³ W. SALENSKY, Über die Knospung der Salpen. in: Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.

⁴ O. SEELIGER, Die Knospung der Salpen. in: Jena. Zeit. Naturw. 19. Bd. 1886.

hochgeachteter Embryologe KOWALEVSKY ist der Erste gewesen, der diese Frage streng wissenschaftlich zu betrachten versucht hat: er hat nämlich den Keimstock als aus zwei in einander geschachtelten Röhren (einer ekto- und einer entodermalen) bestehend beschrieben. Im Raume zwischen diesen Röhren liegen an der Bauchseite des Keimstockes der Genitalstrang, an der Rückenseite das Nervenrohr, lateral die zwei Cloakenröhren; die letzteren sind nach der Meinung von KOWALEVSKY als Auswüchse der Kloake selbst zu betrachten.

Der bekannte italienische Gelehrte TODARO beschreibt den Keimstock als nur aus drei Gebilden zusammengesetzt: 1) aus einer Ausstülpung des Ektoderms, 2) einem darin eingestülpten Auswuchse der Wand der Athemböhle und 3) einer großen, zwischen jenen beiden befindlichen mesodermalen Zelle, die sich rasch zu einem ganzen Haufen (cumulo primitivo) secundärer Zellen vermehrt. Dieser Haufen umwächst die innere entodermale Röhre und theilt sich in 4 Zellenstränge, die eben so viele Reihen von Knospen bilden. Es entwickeln sich aber nur die Knospen der unteren und der oberen Reihe weiter, während die seitlichen ohne Rest resorbirt werden. Aus dieser Beschreibung ist es klar, dass die untere und obere Reihe der Genitalanlage und dem Nervenrohr entsprechen, während die seitlichen mit den Cloakenröhren von KOWALEVSKY identisch sind. In Folge dieser sonderbaren Ansicht führt TODARO die Knospung am Stolo auf die Entstehung aller Organe aus einer einzigen mesodermalen Zelle zurück und stellt sie sich als eine veränderte Parthenogenesis vor, während die von SALENSKY beschriebene embryonale Entwicklung nicht als eine solche, sondern als eine eigene folliculäre Knospung anzusehen ist.

Was die Ansicht von SALENSKY anbetrifft, so leitet er im Anschluss an KOWALEVSKY das Entodermrohr von der Wand der Athemböhle ab, sieht dagegen die Cloacalröhren als Auswüchse des Pericardiums an. Ich möchte noch hinzufügen, dass der Genitalstrang nach SALENSKY aus dem Elaeoblasten gebildet wird.

SEELIGER endlich weicht sehr von SALENSKY ab, indem er alle Gebilde im Raume zwischen den zwei Röhren vom Mesoderm abstammen lässt, und zwar in folgender Weise: in den genannten Zwischenraum begiebt sich vom Nucleus her eine ganze Menge mesodermaler Zellen, die als eine ununterbrochene Schicht die innere Röhre umhüllen; bald aber theilt sich diese Hülle in Folge der Ausbreitung der inneren entodermalen Röhre in die schon bekannten Stränge.

Die Auseinandersetzung meiner eigenen Ansichten wird beweisen, dass ich in dieser Frage mit keinem von den Beobachtern übereinstimme, am wenigsten aber mit TODARO. Ich habe nichts gesehen, was der großen Zelle ähnlich wäre, die zur Ausbildung der vier Stränge dienen soll, obschon ich dasselbe Object, nämlich *S. pinnata*, untersucht habe; ich habe mich zugleich davon überzeugt, dass bei dieser Salpe die Ausbildung des Keimstockes nichts Besonderes an sich hat. Es lässt sich desswegen vermuthen, dass TODARO die ganze Anlage des Geschlechtsstranges für eine einzige Zelle angenommen hat; diese Vermuthung erscheint um so plausibler, als die erwähnte Geschlechtsanlage im Centrum mit Fettkügelchen erfüllt ist, die leicht bei einer oberflächlichen Betrachtung einen großen Kern vorstellen können. Es mag auch eine andere Erklärung dafür versucht werden: in einem verhältnismäßig späten Moment der Entwicklung verlassen besondere, große Zellen die Placenta und wandern in die untere Abtheilung des Cöloms des Embryos, es kann also wohl sein, wie es auch BROOKS¹ meint, dass TODARO gerade eine solche Zelle für den Keim der inneren Organe des Keimstockes angenommen hat. Ich kann nur bestätigen, dass die eben erwähnte große Zelle und die Stränge des Keimstockes gar nichts mit einander zu thun haben. Die Meinung von TODARO, dass die lateralen Knospen obliteriren, ist auch ganz und gar unrichtig.

KOWALEVSKY hat seinerseits auch Unrecht gehabt, wenn er die peribranchialen (nach ihm cloakalen) Röhren von der Cloake ableitet.

Was SALENSKY betrifft, so kommen seine Beobachtungen am meisten der Wahrheit nahe, obschon die Entwicklung der Peribranchialröhren aus dem Pericardium einer Berichtigung bedarf. Ich möchte noch hinzufügen, dass SEELIGER vollständig Unrecht hat, allen genannten Organen eine mesodermale Entstehung zuzuschreiben.

Ich wende mich jetzt zu meinen eigenen Beobachtungen und fange mit der Behauptung an, dass die Structur eines vollständig entwickelten Stolos auf die Existenz von Gebilden hinweist, die noch kein früherer Beobachter im Salpenstolo gesehen hat: im Keimstocke aller Salpen (ich habe nur *S. virgula* und *costata* nicht untersucht) ist zwischen den zwei beiden Röhren noch ein fünfter Strang zu erkennen (Taf. 15. Fig. 1 und 2 *per*). Ferner findet man den Peribranchialröhren angeschmiegt bei *S. fusiformis*² besondere zellige

¹ W. BROOKS, The Origin of the Organs of *Salpa*. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 12. 1893. No. 106.

² Bei *S. zonaria* habe ich solche nicht beobachtet.

Gebilde von mesoblastischem Ursprung, deren Bedeutung darin besteht, Muskeln der Salpenknospen zu formiren (Fig. 2 *ms*). BROOKS hat sie gesehen und als Muskelröhren bezeichnet, bei *S. fusiformis* sind es aber keine Röhren, sondern solide Körper. Einen ähnlichen Strang haben SALENSKY und SEELIGER im Keimstoeke der Pyrosomen beschrieben und als »Pericardialröhren« bezeichnet; indem ich dies adoptire, möchte ich das entsprechende Gebilde bei den Salpen, seiner Form wegen, einen Pericardialstrang nennen. Alle diese Facta unterstützten mich in der Meinung, dass die Entwicklung des Keimstockes nicht genügend bekannt sei.

Man kann die Entwicklung der Organe (Stränge) des Keimstockes nur dann verfolgen, wenn man die Untersuchung an einem Embryo anfängt, an dem das Elaeoblast kaum angedeutet ist; dabei muss man die Anlage der Organe in dessen Tiefe suchen. Es ist nach den Untersuchungen von SALENSKY und SEELIGER wohl bekannt, dass sich zuerst die Genitalanlage absondert. Nach der Abbildung (Taf. 15 Fig. 7), die einen Längsschnitt durch einen jungen Embryo von *S. democratica* darstellt, unterscheiden wir kaum die Grenze, welche als eine quere, auf der Längsachse des Embryos senkrechte Furche das künftige Elaeoblast von dem Körper des Embryos abgrenzt. Das Elaeoblast (*el*) schmiegt sich dem Darmcanale (*D*) an und ist von mesodermalen Elementen (lymphatischen Zellen) umgeben. Gerade nach unten, in nächster Nähe der erwähnten Furchen befindet sich die Genitalanlage, die wie ein bohnenförmiger Körper aussieht (Fig. 7 *g.an*). In einem stärkeren Maßstabe habe ich einen Theil desselben Schnittes in Fig. 3 abgebildet. Wir überzeugen uns davon, dass die Genitalanlage (*g.an*) dem Mesoblaste dicht anliegt, und dass es seine Elemente sind, die sie ausmachen. Das nächste Stadium, in derselben Richtung geschnitten (Fig. 4), giebt uns dasselbe Bild mit dem unwesentlichen Unterschiede, dass die Ektodermfalte mehr in die Tiefe greift, und dass die Genitalanlage bedeutender entwickelt ist, ohne aber ihren Zusammenhang mit dem Mesoblaste zu verlieren. Dasselbe kann auch für die anderen Salpen constatirt werden. Ein etwas späteres Stadium von *S. pinnata*, dessen Längsachse ungefähr 0,45 mm groß ist, besitzt schon ein vom Körper bedeutend abgetrenntes Elaeoblast. Gerade dort nun, wo das Ektoderm der schon erwähnten Furche das Entoderm der Athemböhle erreicht (Textfigur 1), nämlich in dem Winkel, der auf diese Weise gebildet wird, und unmittelbar sich dem Elaeoblaste anschmiegend, kommt eine Zellenanhäufung vor, die hufeisenförmig aussieht

(die Textfigur zeigt nur die Hälfte). Sie besteht aus zweierlei Elementen: runden mit verhältnismäßig großen Kernen, welche aus lymphatischen Zellen des Elaeoblastes entstanden sind, und anderen länglichen Elementen, die so zu sagen den Boden der ganzen Anhäufung bilden und direct von der Placenta, zwischen Ekto- und Entoderm hineinwandern (kriechen). Diese Anlage des Genitalstranges hat SALENSKY mit Recht aus dem Elaeoblaste abgeleitet.

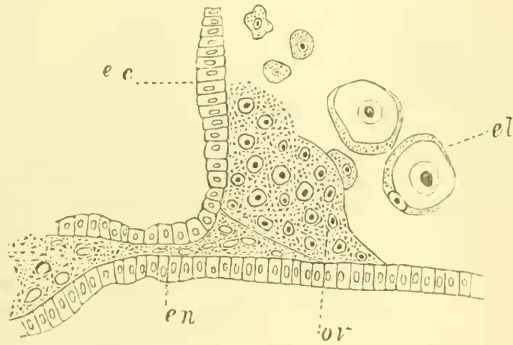


Fig. 1. Anfangsstadium des Stolos von *S. pinnata*. *ec* Ektoderm, *el* Elemente des Elaeoblastes, *en* Entoderm, *or* Anlage des Genitalstranges.

eben so SEELIGER, der sie vom Mesenchym entstehen lässt, da diese Anlage, wie gesagt, einen doppelten Ursprung besitzt.

So lange es sich nur um die Genitalanlage handelt, ist die Entstehung des Keimstockes eine ausschließlich innere; äußerlich am Embryo ist sie noch gar nicht ausgeprägt. Die Entstehung eines äußeren Keimstockes muss an den Moment geknüpft werden, wenn das Entoderm nach seinem Zusammentreffen mit dem Ektoderm (Textfigur 2) seinerseits wächst, das Ektoderm überwindet und wie einen flachen Hügel nach außen drängt. Mit diesem Zeitpunkte fällt die Entstehung der Peribranchialröhren und des Nervensystems zusammen; ich kann sogar kaum sagen, welches von diesen zwei Gebilden zuerst entsteht (die Peribranchialröhren scheinen dabei doch die Vorhand zu haben). Bei der Entstehung der Peribranchialröhren ist, wie gesagt, der Keimstock als flacher Hügel im Gebiete des Herzens kaum sichtbar, aber schon vorher steht er schief und wird es mit seinem Auswachsen immer mehr und mehr. Die angegebene schiefe Stellung hat einen bedeutenden Einfluss auf die Entstehung der Peribranchialröhren: sie werden zu verschiedenen Momenten angelegt. Vorher muss ich aber bemerken, dass die schiefe Stellung des Keimstockes sich so äußert, dass er mit seiner Längsachse einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Embryos bildet. Wenn wir also am Keimstocke vier hypothetische Kanten unterscheiden wollen, die von einander gleich weit entfernt sind, so werden zwei Kanten

wegen der schiefen Stellung des Keimstockes bedeutend kürzer sein, als die zwei andern. Längs der langen Kanten legen sich der eine

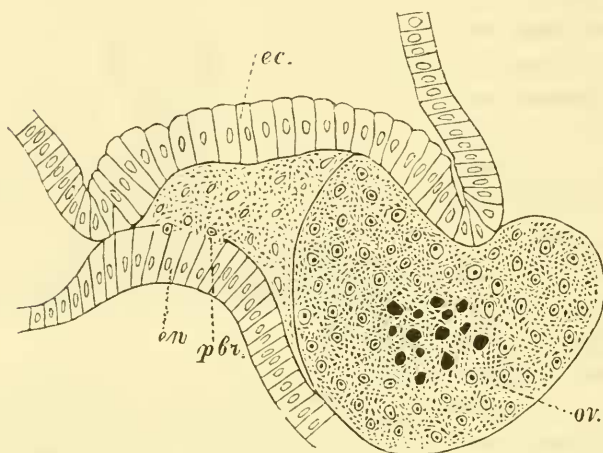


Fig. 2. *S. pinnata*. Stellt den Moment des Verschwindens der Grenze zwischen dem Entoderm (*en*) und der darüber liegenden Schicht dar. *ec* Ektoderm, *ov* Anlage des Genitalstranges, *pbr* Elemente, aus denen der Peribranchialstrang hervorgeht.

Peribranchialstrang und der Genitalstrang an, längs der kürzeren der andere Peribranchial- und der Nervenstrang; selbstverständlich

legt sich der längere Strang früher an, und so ist, wenn der eine schon angelegt ist, der andere noch nicht vorhanden und es hat sich sogar das Entodermrohr am Ort seiner Entstehung noch nicht geschlossen; wenn später der eine sich in eine Röhre verwandelt hat, so erscheint der andere noch in Form eines Stranges.

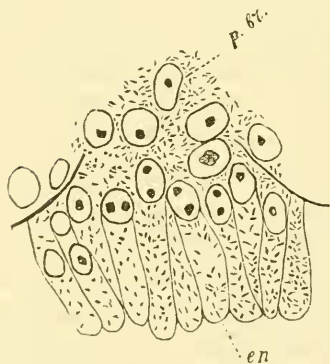


Fig. 3. Die Grenze, die das Entoderm der Athemhöhle von der oberen Schicht trennt, ist unterbrochen, und die entodermalen Elemente dringen in das Mesoblast hinein.

Also der Peribranchialstrang bildet sich so: an der stärksten Ausbuchtung des Entoderms, gerade dort, wo dieses vom Ektoderm durch die von der Placenta herrührenden Zellen der Genitalanlage getrennt

ist, geht die Grenze, die Demarcationslinie des Entoderms verloren, oder anders gesagt: es sieht so aus, als ob die Membran, welche

das Entoderm von dem Mesoblaste trennt, zerrissen wird (Textfigur 3). Zu gleicher Zeit entstehen in der Tiefe des Entoderms zellige Elemente, welche die Grenze des Entoderms überschreiten, in die entstandene Spalte gelangen und sich in die Genitalanlage begeben. Bei starker Vergrößerung sieht man leicht, dass die Entodermzellen in energischer Theilung begriffen sind und doppelte Kerne besitzen. Als Resultat entsteht dabei ein Haufen von entodermalen Zellen, die in das Mesoderm hineindringen. Auf dem nächsten Schnitte erscheint dieser Haufen (Textfigur 4) im Zusammenhang mit dem Entoderm, auf dem darauf folgenden aber schon als ganz unab-

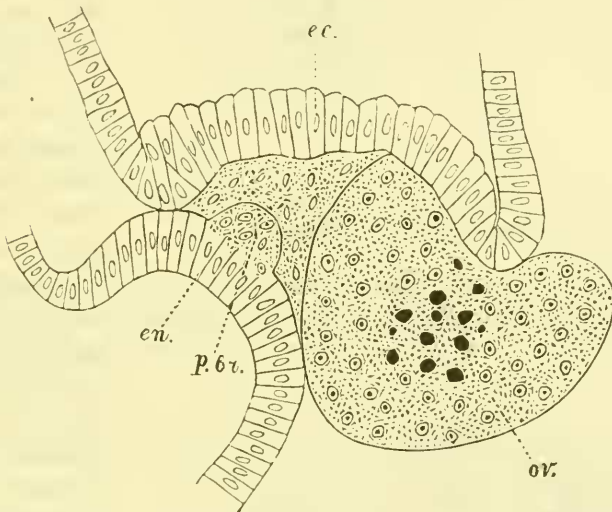


Fig. 4. *S. pinnata*. Der Peribranchialstrang hat sich vom Mesoblaste deutlich abgegrenzt, bleibt aber mit dem Entoblast in Zusammenhang. Sonst wie Fig. 2.

hängiges Gebilde, das weder mit dem Entoderm noch mit dem Mesoderm (Textfigur 5) zusammenhängt.

Wie gesagt, ist hier das Ektoderm etwas erhöht und stellt die erste Anlage eines wahren Keimstockes dar.

In dieser Weise entsteht die erste Anlage der einen Peribranchialröhre. Was die andere angeht, so erscheint sie, wie gesagt, später, nämlich wenn der Keimstock sich schon vom Mutterboden abgetrennt hat, eine geschlossene Höhle besitzt und wie ein Hügel aussieht: so unterscheiden wir am Keimstocke (Textfigur 6) alle für ihn charakteristischen Gebilde: Genitalstrang (*ov.*), Nervenrohr (*N.*) und zwei Peribranchialröhren (*p.br.*), von denen die eine schon eine innere Höhlung

besitzt, die andere aber noch mit dem Entoderm in Zusammenhang steht. Beiläufig sei hier bemerkt, dass der Pericardialstrang und die Muskelanlagen bedeutend später erscheinen.

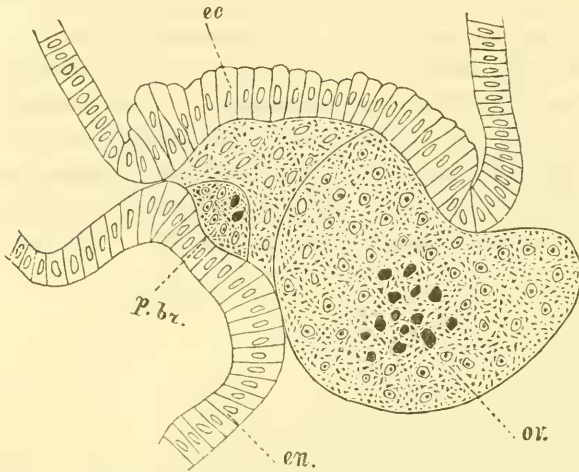


Fig. 5. *S. pinnata*. Der Peribranchialstrang ist selbständig geworden. Sonst wie früher.

muss die Richtung des Schnittes sehr genau sein, was auch nicht leicht ist, da ja die Längsachse des Keimstockes, wie gesagt, schief steht, und drittens ist die Anlage des Nervensystems ein ganz kleiner, leicht überschaubarer Zellenhaufen.

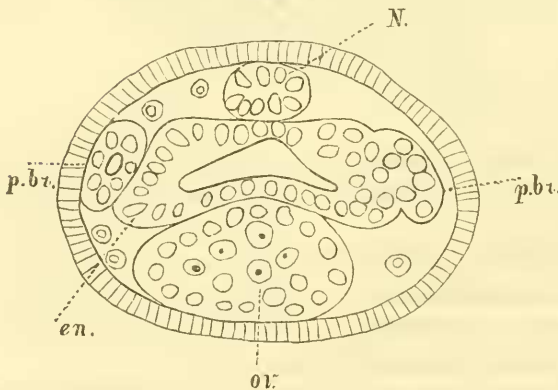


Fig. 6. *S. democratica*. Der eine Peribranchialstrang ist nicht nur selbständig, sondern bereits zu einer Röhre geworden; der andere ist nur angelegt.

Wir haben schon von der Falte gesprochen, die das Elaeoblast abtrennt. Ein Längsschnitt dieser Falte bei *S. democratica* zeigt uns, dass ihre beiden Schichten ganz verschieden aussehen: die obere (Taf. 15 Fig. 5 und 6) besteht aus verhältnismäßig kleinen cubischen Zellen, die untere hingegen aus cylindrischen Elementen, die erste Schicht

Die Entstehung des Nervensystems im Keimstocke ist meines Wissens eine der schwierigsten Fragen bei den Tunicaten: erstens muss man gerade das Stadium treffen, wo dieser Process spielt, zweitens

Wir haben schon von der Falte gesprochen, die das Elaeoblast abtrennt. Ein Längsschnitt dieser Falte bei *S. democratica* zeigt uns, dass

legt sich der Placenta, die zweite dem Elaeoblaste, also dem späteren Keimstocke an, dessen Theile sich hier um das innere Entodermrohr nicht concentrirt haben, da dieses noch nicht geschlossen ist.

In der Mitte tritt eine doppelte Falte des Entoderms (*en*) auf, die auch eingebogen ist und gerade hier die Anlage des Peribranchialstranges (*p.br*) bildet, die als ein Zellhaufen erscheint. Rechts davon befindet sich die Genitalanlage, die in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Mesoblaste steht. Die Kerne dieser Zellen werden rund, und in ihr Plasma lagern sich kugelige, sich stark färbende, fettartig aussehende Körper ein (s. unten pag. 335).

Gerade da, wo sich das Ektoderm umbiegt, aber jenseits des Entodermrohres, bildet die Entodermschicht eine knopfförmige Verdickung (*N*), welche die eigentliche Anlage des Nervensystems ist. Die Abbildung (Taf. 15 Fig. 5) zeigt diese Verdickung als einen kleinen Haufen von Zellen, die den directen Zusammenhang mit dem Ektoderm noch nicht aufgegeben haben. Einer der nächsten Schnitte desselben Stadiums (Fig. 6) lässt uns das Nervensystem schon selbstständig erkennen; es erscheint hier als ein abgesonderter Körper, der aus drei Zellen besteht. Gewiss sind diese Verhältnisse gar nicht als primär anzusehen: um solche aufzufinden, muss man viel jüngere Falten untersuchen, und da treffen wir denn auch etwas, was wir mit Recht als erste Anlage des Nervensystems betrachten dürfen. Auf der schon erwähnten Taf. 15 Fig. 3 liegen in der Tiefe Zellen, die bedeutend größer sind und längliche Kerne haben. Bei einer noch tieferen Falte (Fig. 4) scheint dieser Process noch weiter gegangen zu sein: die Kerne sind hier in Theilung begriffen und schließen doppelte Nucleoli ein. Ist es nicht das sich anlegende Nervensystem? Man könnte denken, es sei eine Vermehrung der Zellen, die nur das Wachsthum der Falte selbst andeutet, aber die Zelltheilungen geschehen hier ohne Ausnahme in der Quer-, nicht in der Längsrichtung; die letzteren Theilungen werden zwar gewiss eine Ausdehnung der Falte, die ersteren aber das Nervensystem hervorbringen, da diese Stelle seinem späteren Orte (Fig. 5 und 6) genau entspricht. — In seiner schon erwähnten Mittheilung hat Brooks¹ ganz dieselbe Entstehung des Nervensystems bei *S. pinnata* beschrieben,

¹ Unsere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind zu gleicher Zeit erschienen; die meine ist in den Abhandlungen der Kieffschen Universität 1892 November (russisch) publicirt worden.

was darauf hindeutet, dass dieser Process bei allen Salpen in derselben Weise verläuft.

Wir müssen jetzt die Bildung des fünften unpaaren Stranges betrachten (Taf. 15 Fig. 1 *per*), der an der Seite der einen Peribranchialröhre liegt und dem wir den Namen Pericardialstrang gegeben haben. Um die Beziehung dieses Stranges zu den Organen des Embryos zu bestimmen und auch um seine Entstehung zu verfolgen, betrachtet man am zweckmäßigsten einen Längsschnitt durch einen ganz jungen Stolo (Textfigur 7). Hier können wir gut sehen,

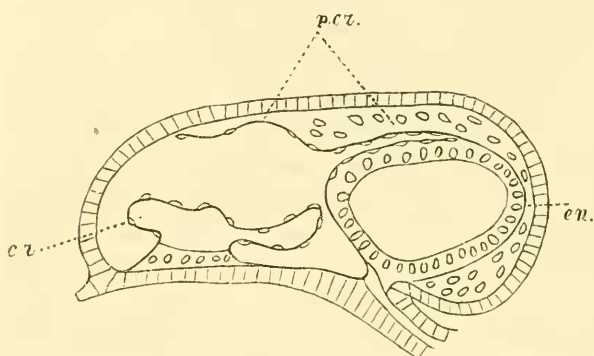


Fig. 7. Herz von *S. democratica*. Das Pericard *per* zieht sich in eine Röhre, den Pericardialstrang aus, der sich in den Keimstock hineinschiebt. *er* Herz.

dass die einschichtige Pericardialwand gerade gegenüber dem Punkte, wo sich das eigentliche Herz dem Pericardium anheftet, einen röhrenförmigen Auswuchs bildet, der sich zwischen

erstgebildeten Peribranchialstrang seitlich anlegt. Es sind also nicht die Peribranchialröhren, die sich aus dem Pericardium gebildet haben, wie SALENSKY angiebt¹, sondern nur der Pericardialstrang. Dass die Peribranchialstränge aus dem Mesoderm entstehen, ist falsch, und SEELIGER's Fehler besteht darin, dass er keine Schnitte gemacht hat, die zugleich Herz und Keimstock getroffen hätten (keine von seinen Abbildungen zeigt das Herz der Salpe), und desswegen blieb ihm die Beziehung des Keimstockes zum Herzen unbekannt.

Ich habe schon erwähnt, dass in der Genitalanlage Kügelchen von besonderem Glanze vorkommen; sie färben sich ganz intensiv und bestehen aus einer fettartigen Substanz. Ich dachte erst, es seien degenerierte Zellkerne, sah aber bald, dass sie ganz unabhängig

¹ Factisch ist eine solche Behauptung unmöglich, da der Keimstock im Verhältnis zum Herzen eine schiefe Lage besitzt, desswegen schmiegt sich das Pericardium dem Keimstocke nur einseitig an, und nur an dieser Seite kann das Pericardium einen Auswuchs ins Innere des Keimstockes geben.

davon den Kernen seitlich anliegen und, was am merkwürdigsten ist, nicht im Genitalstrange entstehen. Ein Schnitt, der zugleich die Anlage des Keimstockes und den Darmeanal von *S. fusiformis* trifft, zeigt Folgendes (Taf. 15 Fig. 9): Kügelchen (*ftk*), ganz gleich denen, welche in der Genitalanlage vorkommen, befinden sich im Lumen der Speiseröhre (*D*) und nicht nur dort, sondern auch in der

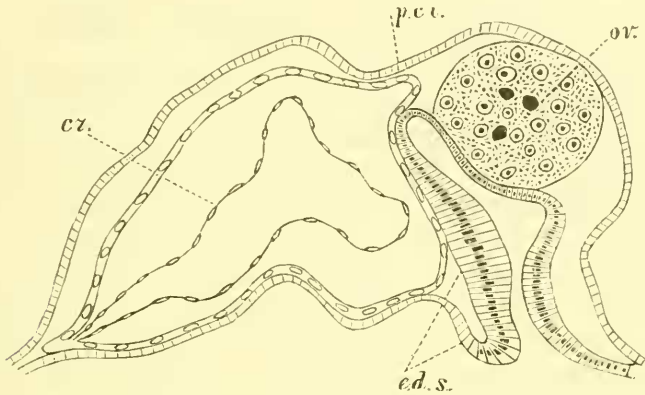


Fig. 8. *Salpa fusiformis*. Zeigt die Bildung des Pericardialstranges *per* und die Beteiligung des Endostyls *eds* an der Bildung des Entoderms des Keimstockes. *er* Herz.

Wand derselben und in den Wanderzellen, zwischen dem Darmtractus und der Genitalanlage. Es beweist also, dass Wanderzellen oder Leukocyten besondere Fettkügelchen aus dem Darne beziehen, die Darmwand durchdringen und Beute an die Genitalanlage abliefern. Es muss hier erwähnt werden, dass es sich um einen Embryo handelt, der noch keine Mundöffnung besitzt, also nicht im Stande ist, sich selbständig zu ernähren. Woher aber die Fettkügelchen im Darne kommen, ist mir unbekannt geblieben, jedenfalls müssen sie vom Embryo herrühren.

Nicht ohne Interesse wäre es, hier die Beziehung des Mutterendostyls zu dem sich ausbildenden Keimstock zu erwähnen. SEELIGER¹ nämlich findet bei *Pyrosoma*, dass das Entoderm des Keimstockes direct aus dem Endostyl entsteht. Ungefähr dasselbe lässt sich bei den Salpen beobachten. Weiter unten soll erörtert werden, dass das Endostyl, wie schon SALENSKY angiebt, Anfangs aus zwei selbständigen Leisten besteht, die erst nach dem Verschwinden der

¹O. SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. in: Jena. Zeit. Naturw. 23. Bd. 1889.

Placenta zusammenwachsen. Aber schon früher findet man sie gerade dort, wo das Entoderm in den künftigen Keimstock hineinwächst und so zu sagen eine Bucht macht (Textfig. 8). Diese Leisten (*ed.s*) dringen in diese Bucht hinein und betheiligen sich so an der Ausbildung des Entoderms des Keimstockes.

2. Die Phagoeytose im Embryo der Salpen.

Die Phagoeytose ist, wie bekannt, eine sehr verbreitete Erscheinung im Thierreiche und spielt auch im Leben des Embryos eine Rolle. Aprioristisch gesprochen äußert sich ihre Thätigkeit am meisten dann, wenn es sich um das Verschwinden der embryonalen Organe handelt; dort also, wo solche vorkommen, können wir Phagoeyten erwarten. Die Salpen unter allen den Tunicaten stellen sich uns als solche Wesen vor, bei denen embryonale Organe von ganz unverständlicher Natur eine bedeutende Rolle bei der Entwicklung spielen. In dieser Hinsicht habe ich verschiedene Species untersucht und am prägnantesten den Process der Abolition solcher Organe bei *S. pinnata* gefunden, wie ich in diesem Capitel beschreiben werde. Als embryonale Organe sind hier hauptsächlich das Elaeoblast, die Placenta und die Blutknospe zu verstehen, und auf diese alle werden wir unsere Aufmerksamkeit zu richten haben.

Das Elaeoblast ist bekanntlich ein birnförmiges Organ, das den Eingeweiden anliegt und das der Injectionsöffnung entgegengesetzte Ende bildet. Die Basis des ausgewachsenen Elaeoblastes schmiegt sich dem Darmcanale an und bildet hier so zu sagen den Stiel, der sich etwas krümmt und in den ovalen Körper übergeht, der oben die Placenta berührt. Es bleibt mir noch zu sagen übrig, dass das ganze Gebilde in die Tunica eingeschlossen ist.

Die innere Structur des fertigen Elaeoblastes ist ziemlich complicirt: es besteht nämlich aus einem an Vacuolen reichen, maschigen Gewebe, das ein gemeinsames Netz bildet (Taf. 15 Fig. 8). Dieses Netz ist aus feinkörnigen Plasmasträngen zusammengesetzt und schließt kleine Kerne ein, die in bedeutender Anzahl darin zerstreut sind. Die Vacuolen brechen das Licht nicht besonders stark und sind wahrscheinlich mit einer wässrigen Flüssigkeit ausgefüllt. Rund um dieses schwammige Gewebe befindet sich eine dicke Schicht von kleinen Zellen, die eine compacte Masse bilden, welche dem centralen schwammigen Einschlusse nicht dicht anliegt, von ihm sogar wie abgetrennt ist, dem äußern Ektoderm aber sich fest anschmiegt (Fig. 10).

Um diese Beschreibung zu vervollständigen, muss ich noch eines entodermalen Gebildes erwähnen, das im Grunde des Elaeoblastes vorkommt: ich meine einen Haufen von Zellen, die bedeutend größer, als die lymphatischen Elemente sind (Fig. S *ep. h.*). Diese Zellen stammen von dem Entoderm der Athemböhle ab und bilden mit diesem einen hügel förmigen Vorsprung, der ins Innere des Elaeoblastes schaut und ihm so zu sagen als Basis dient (Fig. 12). Nach ihrem Äußeren sind es ziemlich große, saftige Zellen, die locker angehäuft sind und sich leicht von dem Entodermhügel ablösen, um in das Innere des schwammigen Gewebes zu gelangen. Auf der Zeichnung sehen wir, dass sie am Grunde des Hügels viel kleiner sind; je weiter ins Innere des Elaeoblastes, desto größer werden sie und desto lockerer liegen sie bei einander.

Das Elaeoblast ist, wie bekannt, ein embryonales Organ, das im erwachsenen Zustande gar nicht vorkommt; seine regressiven Veränderungen fangen schon ziemlich früh an. Zuerst verändert sich das schwammige Gewebe: es zerfällt in einzelne Elemente, die wie runde Zellen aussehen, ein Plasmanetz besitzen und den Kern ganz an der Peripherie haben. Vom Kerne gehen Plasmastränge ab, die den Körper der Zellen in vaeuolenähnliche Räume zerlegen. Es ist besonders merkwürdig, diese Zellen dort zu beobachten, wo sie als vereinzelte Elemente dem eben erst erwähnten Entodermhügel anliegen (Fig. 12). Die abgelösten Zellen des letzteren schieben sich zwischen die blasigen Elemente ein, und so kommt es zu einer Anhäufung von verschiedenen Zellen, die ganz vereinzelt und selbständig sind. Damit ist die Sache aber nicht aus, denn wir finden weiter, dass die blasigen Zellen die Entodermelemente des Zellhügels einschließen. Wie das geschieht, kann ich nicht sagen: ob die blasigen Zellen die Entodermelemente verzehren, oder ob diese in die blasigen Zellen sich hineinarbeiten — das kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden, möchte aber lieber die zweite Vermuthung annehmen, dass nämlich die Entodermelemente Pseudopodien zu bilden befähigt sind, mit denen sie in die blasigen Zellen hineindringen können, während diese sich ganz passiv verhalten. Nimmt man diese Vermuthung als richtig an, so kommt man selbstverständlich zu der Idee, dass das Hineinkriechen eine Cytophagie bezweckt, mit anderen Worten, dass die hineingekrochenen Entodermzellen die blasigen Elemente verzehren, und dass gerade desswegen dieser Process sich abspielt. Wie groß war mein Erstaunen, als ich etwas Entgegengesetztes fand. Zu Anfang sah ich, wie gemeldet, blasige Zellen mit Entodermzellen im

Innern, die einen gut und vollständig ausgeprägten Kern hatten: dabei befanden sich die eingeschlossenen Zellen in einer Vacuole. Einer aprioristischen Idee folgend, dachte ich weiter zu finden, dass die eingeschlossene sich auf Kosten der einschließenden vergrößerte, und dass letztere eo ipso zu Grunde ging. Es zeigte sich aber ganz wunderbar, dass die inneren Zellen zu Grunde gingen, dass ihr Plasma trüb und grobkörnig wurde, der Kern undeutliche Umrisse erhielt und bald gänzlich verschwand. Die Zahl der eingeschlossenen Zellen ist ganz verschieden und schwankt zwischen 1 und 6 oder 7; diese Zellen sind in 1—3 Vacuolen eingeschlossen und zeigen alle Stufen der Degradation. Neben einer noch vollständigen Zelle findet man oft schon ganz veränderte, wie kleine Plasmaklumpen aussehende Elemente. In dieser Weise werden die hineingedrungenen Zellen ganz ohne Rest verzehrt. Wir haben also die sonderbare Thatsache vor uns, dass beim Zusammentreffen von zwei Arten Zellen die einen activ in die anderen hineindringen, aber nicht als Kannibalen, sondern um selbst zu Grunde zu gehen und diese zweite Zellenart künstlich zu ernähren, was gewiss mit der Öconomie des ganzen Organismus übereinstimmt. — Die weiteren Veränderungen des Elacoblastes bei *S. pinnata* bestehen darin, dass die umgebenden Leukocyten zwar zwischen die blasigen Zellen dringen und sie von allen Seiten umgeben, aber nie in ihr Inneres hineinkriechen (Taf. 15 Fig. 14). Da die vom Zellhügel stammenden Zellen viel größer sind, so kann man sie in keiner Weise mit den Leukocyten verwechseln, sondern kann gut unterscheiden, dass die großen Zellen ins Innere der blasigen Elemente hineindringen, die kleineren aber sie nur von außen umgeben. Alsdann sind die verschluckten Zellen bereits ganz resorbirt, und die gut genährten blasigen Elemente werden endlich einer regressiven Metamorphose unterworfen, wie sich aus der Betrachtung der Fig. 14 wohl klar ergibt. Wir sehen dabei, dass der Kern verschwindet und die Zellen selbst ihre glatten Umrisse verlieren und zerrissen aussehen. Aus dieser Beschreibung wird, wie ich glaube, ersichtlich, dass die blasigen Elemente sich von den Zellen des Zellhügels ernähren und ihrerseits zur Ernährung der Leukocyten dienen.

Unter allen diesen drei Kategorien von Elementen spielen nur die Leukocyten, so zu sagen, eine plastische Rolle und dienen zum Aufbau des Körpers der Salpe: nämlich sie sammeln sich dort, wo der Stolo der Salpe entstehen muss, und bilden seinen Keimstock.

Ich möchte hier hinzufügen, dass es sehr sonderbar wäre, den beiderseitigen Verhältnissen der beschriebenen Zellen etwas ganz

Außerordentliches zuzuschreiben und in der anscheinenden Aufopferung der Elemente des Zellhügels einen psychischen Process zu sehen, wonach das Wohlsein des ganzen Organismus ein unbewusster Zweck für die ihn zusammensetzenden Zellen wäre. Als eine ähnliche Erscheinung ist jede Befruchtung aufzufassen, und es ist wirklich sonderbar, dass bis jetzt kein der Befruchtung ähnlicher Process in der Natur beobachtet worden ist. Es fragt sich, ob es wirklich nicht sonderbar wäre, dem Spermatozoide eine ganz besondere Aufopferungsrolle zuzuschreiben? Das Samenkörperchen dringt gewiss in das Ei und strebt nach seiner Vernichtung nicht wegen eines mystischen Zweckes der Erhaltung der Art: der Grund liegt hier viel näher und ist gewiss nicht moralisch, sondern ganz materialistisch zu verstehen. Die Botaniker haben nämlich schon bewiesen (den Erscheinungen gemäß, die bei der Befruchtung der Phanerogamen beobachtet wurden), dass die Spermatozoen durch einen Saft, der vom Ei ausgeschieden wird, angeleckt werden. Zoologisch muss der Befruchtungsprocess auch in derselben Weise gedeutet werden. Ich vermute, dass es sich bei der von mir beschriebenen Erscheinung der Aufopferung der Zellen um etwas Ähnliches handelt: es kann nicht wohl anders sein, als dass die blasigen Zellen eine Flüssigkeit ausscheiden, welche die Elemente des Zellhügels zum Hineindringen veranlasst. Dass diese Vermuthung einen genügenden Grund hat, werden wir bald sehen.

Beschäftigen wir uns aber vorher mit der Placenta! Dieses Organ ist schon von SALENSKY (Mith. Z. Stat. Neapel 4. Bd. 1853 pag. 103 in folgender Weise beschrieben worden: »Die Placenta stellt ein kuppelförmiges Organ dar, welches den Blutsinus von allen Seiten umgiebt und als Unterlage für den Embryonaltheil dient« und weiter: »nach der Bildung der Blutknospe tritt diese in ihn hinein und bildet später eine Scheidewand, welche die Placental- resp. die Bluthöhle in zwei Theile, einen zuführenden und einen abführenden, trennt«. Ich möchte meinerseits noch einige Details dieser Organisation hervorheben, muss aber vorausschieken, dass 1) hier nur von *S. pinnata* die Rede sein soll, da die übrigen Salpen viel einfachere Verhältnisse darbieten, und dass 2) ich mich jetzt nur über einen bestimmten status quo äußere, nämlich über das Stadium, wo der Embryo die erste Anlage des Keimstockes formirt, also ohne dass ich mich um die Entwicklung dieses sonderbaren Organs kümmere. Die eigentliche Placenta, die ja wie eine Kuppel aussieht, ist äußerlich und seitlich von drei Schichten umgeben: von der doppelten

Faltenhülle und von einer Zellschicht, die von einer structurlosen Tunica bedeckt ist. Oben grenzt das Dach der Placenta an einen Blutsinus, der mit vielen freien Zellen erfüllt ist, und berührt mit ihrem obersten Punkte die untere Entodermwand der Athemhöhle.

In seinem Bau ist das Dach der Placenta von den seitlichen Theilen ganz verschieden. Am Dache unterscheiden wir zwei Schichten, die nach ihrer Structur fast gleich sind und in dem uns jetzt interessirenden Stadium schon stark rückgebildet sind, d. h. schon keine Zellschichten, sondern nur noch Plasmaschichten sind, die von dem Blutsinuse darüber durch eine Art von Cuticula (Taf. 15 Fig. 13 *Ct*) geschieden werden. Diese Plasmaschichten beherbergen ovale Kerne, die Chromatin einschließen und ganz unregelmäßig zerstreut sind: an einigen Stellen findet man deren eine bedeutende Anzahl, an anderen aber sind sie kaum vorhanden; in der oberen Schicht sind sie jedenfalls viel zahlreicher, als in der unteren; ihre Größe ist überall ziemlich gleich. Die seitlichen Theile der Placenta sind von ganz anderen Elementen gebildet: es sind saftige wohl-erhaltene Zellen, die sehr groß sind, mit sich stark färbenden, einen glänzenden Nucleolus enthaltenden Kernen. Nur da, wo diese Zellen das Dach der Placenta berühren, sind sie angehäuft, sonst sind sie einschichtig gelagert.

Wie wir bald sehen werden, erzeugt die Placenta jene Zellen, welche sich im oberen Blutsinuse befinden. Hierüber drückt sich SALENSKY (pag. 107) folgendermaßen aus: »Zur Zeit der Bildung des Knospenstockes enthalten die Salpenembryonen so viele verschiedene freie Zellen ungleicher Form und verschiedenen Ursprungs, dass die Bestimmung der Theilnahme dieser oder jener Zelle an der Bildung des Knospenstockes vollkommen unmöglich ist.« Wir haben schon gesehen, dass die Zellen, die sich an der Bildung des Keimstockes betheiligten, sehr gut classificirt werden können, und wenn es sich um freie Zellen handelt, die ja in großer Anzahl im Körper der Salpe vorkommen. so sind es Leukocyten, die als ganz spezifische Gebilde das Ovarium des Stolos aufbauen. Ohne die Zellen zu classificiren, giebt SALENSKY diese in seinen Abbildungen als verschieden an: so finden wir bei *S. pinnata* (Taf. 14 Fig. 37 pin.) in der Placenta ganz besonders große Zellen, über deren Bedeutung SALENSKY sich nicht äußert. Ich erwähne dabei, dass diese nach meiner Meinung wichtigen Elemente während des Embryonallebens der Salpe von BROOKS (l. c.) gesehen wurden, und dass sogar wir beide (ich in einer russischen Publication) zu gleicher Zeit die Vermuthung

ausgesprochen haben, TODARO habe wohl diese enormen Zellen als Grundsteine der Entstehung des Stolos beschrieben.

Wenn wir einen Längsschnitt durch den Embryo so machen, dass Keimstock und Elaeoblast beide einerseits, das Ganglion andererseits getroffen werden, so finden wir, dass die Placenta hier und dort in ihrer Structur verschieden ist, anders gesagt, in einer bestimmten Hinsicht unsymmetrisch erscheint: nämlich in dem hinteren Theile des Blutsinus (Taf. 15 Fig. 17) zur Seite des Keimstockes beherbergt sie die schon erwähnten großen Zellen (*nph*), in dem vorderen (Fig. 16) aber schließt sie nur kleine Phagoocyten (*Ph*) ein. Betrachten wir jetzt diese Eigenthümlichkeit näher und nennen wir dabei Fig. 16, als in der Richtung des Ganglions gelegen, die vordere, und die dem Elaeoblast sich anschließende Fig. 17 die hintere Seite. Vorn sehen wir Folgendes. Bedeckt von der doppelten Faltenhülle (*F. h.*) befindet sich das von der Tunica (*t*) bedeckte Ektoderm und darunter ein Theil des Blutsinus. In diesem Raume sind massenhaft angehäuften freie Leukoeyten, die alle einen wohl erhaltenen Kern mit Kernkörperchen und feinkörniges Plasma haben. Diese Zellen, und das ist hier am wichtigsten, sehen recht wohlgenährt aus und besitzen sogar eine starke Neigung zur Vermehrung, da viele von ihnen entweder doppelte oder verlängerte Kerne mit doppeltem Nucleolus haben. Über die Abstammung dieser Elemente war es mir nicht schwer, durch das Mustern mehrerer Präparate ein ganz klares und bestimmtes Urtheil zu gewinnen. Es ist nämlich in Fig. 16 zu sehen, dass die sogenannte Cuticula, welche als feste Membran die Placenta bedeckt und den Boden des oberen Blutsinus bildet, gerade da, wo das Ektoderm sich von der Placentakuppel ablöst, gänzlich fehlt, also eine Art von Öffnung bildet, deren Ränder ganz scharf begrenzt sind und sogar nach außen, in den Blutsinus hinein, hervorragen. Ich erwähne jetzt, dass das Dach der Placenta (*Dch*) von den seitlichen Theilen ganz verschieden ist: jenes ist eine gemeinsame Plasmaschicht, in welcher Kerne in verschiedenem Zustande der Rückbildung liegen, während die seitlichen Theile wohl erhaltene Zellen besitzen, die sehr groß sind, ein helles Plasma und Kerne von verschiedener Größe enthalten. Es ist unleugbar, dass die Leukoeyten diesen Zellen ihren Ursprung verdanken. Die Zellen, die dem erwähnten Risse der Cuticula, dieser provisorischen Öffnung anliegen, vermehren sich rasch, verkleinern sich dabei und bilden endlich eine ganze Schaar freier Zellen, die aus der Placenta in den Blutsinus hinauswandern.

Ganz verschieden sieht der vordere Theil des kreisrunden oberen

Blutsinus¹ aus; er ist von anderen Elementen erfüllt, die an den Cannibalismus erinnern, den wir schon im Elaeoblaste beobachtet haben; es sind nämlich große Zellen mit deutlichen, an die Seite geschobenen Kernen und mit ein, zwei oder mehr Vacuolen, in welchen fremde Zellen eingeschlossen sind (Fig. 17). Die Zahl der eingeschlossenen Zellen kann, wenn man nach zwei oder drei auf einander folgenden Schnitten urtheilen darf, bis auf sieben oder sogar acht steigen. Wie auch im Elaeoblaste zeigen sich die verschluckten Zellen im Zustande einer allmählichen Destruction: neben ganz frischen und vollen Kernen giebt es solche, die schon zusammengeschrumpft aussehen, weiter Kerne, deren Wände nur noch schwach angedeutet sind, und Klumpen aus dunklem Plasma, die schon keine Kerne mehr besitzen, aber doch oft kleine, stark lichtbrechende, sich mit Safranin intensiv färbende Körnchen einschließen, die wohl als die aus den Kernen freigewordenen Chromatinkörperchen anzusehen sind. Es kommen hier oft doppelte Zellen vor, das heißt solche, die zwei Kerne (Fig. 15 *b*, *d*) und eine gemeinsame Vacuole haben, in der eine verdaute Zelle liegt. Es können dabei auch mehrere Vacuolen mit je einer noch ganzen oder veränderten Zelle vorhanden sein (Fig. 15 *a*). Die verdaute Zelle kann sogar ganz verbraucht, die Vacuole, in der sie sich befand, verschwunden sein, und dann beweisen nur ganz kleine Chromatinkörnchen, dass hier eine Zelle verdaut (Fig. 15 *c*). Die Eier der Cytophagen kann so groß werden, dass mitunter bis drei Zellen in einander eingeschachtelt sind. So zeigt uns Fig. 11 eine Zelle (*a*), die eine andere einschließt, und diese ihrerseits hat in ihrem Inneren den Rest einer schon verdauten Zelle. Ähnliches finden wir in der Zelle *c*: hier hat die verschluckte zwei Kerne und verdaut ihrerseits eine dritte Zelle. Es ist von Bedeutung, die Thatsache zu betonen, dass in der vorderen Hälfte des Blutsinus keine Cytophagen vorkommen, und dass dieser Process nur in der hinteren Hälfte ausgeübt wird, dafür aber auch mit ganz besonderem Hunger. Ich glaube, die aus der Placenta herausgewanderten Zellen gelangen zuerst in die vordere Hälfte des Blutsinus und gehen erst später in die hintere über, wo sie von den Cytophagen ganz verzehrt werden. Vorkommen und Ursprung der Cytophagen sind mir unbekannt geblieben; es kann wohl sein, dass es ausgewachsene und veränderte Leukoeyten sind. Ihr weiteres Schicksal ist dem der blasigen Zellen

¹ Wie gesagt, berührt das Dach der Placenta an seinem höchsten Punkte das Entoderm der Athemhöhle.

des Elaeoblastes gleich: sie zerfallen, aber das scheint keine directe Bedeutung für die umgebenden Elemente zu haben, vielmehr muss man daran denken, dass dabei der ganze Organismus der Salpe gewinnt, da er jedenfalls bedeutend wächst, ohne etwas im Darmcanale zu haben. Es ist nicht unmöglich, dass der beschriebene complicirte Process eine eigenthümliche Art des Verbrauches des zur Nahrung des Embryos dienenden Materials der Placenta darstellt.

Es wäre noch eine Thatsache zu erwähnen, welche die Idee stützt, dass beim Anlocken der Leukocyten durch die Cytophagen diese sehr wahrscheinlich einen dazu dienenden Stoff ausscheiden. Man findet zuweilen Zellen, die außen (Fig. 13 *m*) von einer dicken Schicht umgeben sind, die radiär streifig aussieht. Könnte dies nicht der erwähnte Ausscheidungsstoff sein?

Wir haben uns nun mit den colossalen Zellen (Fig. 13 und 17) zu beschäftigen. Über ihre Herkunft ist wohl so viel sicher, dass sie aus der Placenta stammen, aber was für Elementen sie ihre Entstehung verdanken, kann ich nicht mit Genauigkeit sagen. Topographisch ist ihr Vorkommen ganz bestimmt: sie kommen nur im hinteren Theile des Blutsinus und nicht weit von dem Punkte vor, wo das Ektoderm sich von der Placentakuppel abhebt (Fig. 13); diese topographische Genauigkeit spricht schon einigermaßen für die Idee, dass wir es nicht mit einer zufälligen Erscheinung zu thun haben, sondern dass dieser Process für den Salpenorganismus nicht ohne Bedeutung ist, und dass die in Rede stehenden Zellen bestimmte, eine specifische Function ausführende Organe sind.

Es sind, wie gesagt, große Zellen mit bedeutendem, wohlgehaltenem, wie aufgeblähtem Kern, in dem ein länglicher, stark lichtbrechender Nucleolus eingeschlossen ist. Die Plasmamasse der Zelle ist grobkörnig und dunkel. Die Zelle befindet sich in einer der Plasmasehichten des Daches der Placenta, ohne dass man aber mit Sicherheit wüsste, welcher Schicht (der oberen oder unteren) sie eigentlich angehört. Der Fig. 17 nach könnte man wohl denken, sie stamme aus der unteren, da hier nach ihrem Herauskriechen ein leerer Raum geblieben ist, die nächste Fig. (13) beweist uns aber etwas Verschiedenes: hier scheint die Zelle der oberen Schicht anzugehören. Jedenfalls verlässt sie den Ort ihrer Entstehung, dringt durch die Cuticula, die hier eine Öffnung mit hervorragenden Rändern bekommt, und gelangt in den Blutsinus, ohne den mütterlichen Boden zu verlassen: sie bleibt immer in der Placenta stecken und hat nur den oberen Theil frei, so lange wie ihre Thätigkeit, über

deren Charakter wir noch zu reden haben, andauert. Gewöhnlich finden sich diese großen Zellen paarig zusammen und sind von einander nur durch eine Plasmawand getrennt (Fig. 13). Die eine Zelle liegt gewöhnlich etwas nach außen, ragt in den Blutsinus hinein und, wenn sie erschöpft wird und den Placentaboden verlässt, um in den Blutsinus hineinzufallen, so wird sie von der Nachbarin vertreten. So sehen wir in Fig. 17, dass ursprünglich zwei Zellen vorhanden waren, aber dass die eine schon die Placenta verlassen hat, die andere noch nicht; ein Beweis für diese Anordnung zu zweien ist das Vorhandensein von zwei leeren Räumen. In diesem Falle kann die Scheidewand auch zum Anheften der heraustretenden Zelle dienen. Nicht ohne Bedeutung wäre es vielleicht zu erwähnen, dass die nach außen ragende, also functionirende Zelle von der im Innern befindlichen, also noch ruhenden Zelle chemisch gewiss verschieden ist, was daraus hervorgeht, dass die äußere sich hell und wenig färbt, die innere dagegen immer dunkel und mehr grobkörnig erscheint. Das Austreten der Zelle ist ein Zeichen ihrer vollständigen Erschöpfung — sie bleibt wohl und thätig, so lange sie den Boden, von dem sie sich möglicherweise ernährt, noch nicht verlassen hat — sie sieht wie ein Klumpen aus, besitzt verschiedene Körner, und ihr Kern erscheint als compacter Körper, nicht als ein Bläschen. In diesem Zustande wird die Zelle eine Beute der sie umgebenden Cytophagen, und in Fig. 13 finden wir denn auch, dass sie (*nph*) schon in einer von diesen eingeschlossen und gewiss ganz verdaut ist.

Vor Allem ist hier die Thatsache hervorzuheben, dass die großen Zellen dort entstehen, wo die Cytophagie vorkommt; sie sind da, wo der Zellenkampf am heftigsten ist; wo hingegen kein solcher Kampf wüthet (in der vorderen Hälfte), da findet man keine großen Zellen, also wo die Leukoeyten entstehen (aus der Placenta herauskriechen), fehlen sie ganz. Wenn wir diese Thatsache von dem Standpunkte aus betrachten, dass, wo die Lebensthätigkeit (oder der Kampf) am prägnantesten ist, auch die Ausscheidung der verbrauchten Stoffe, also die Existenz der Organe (Nephridien), die diesen Stoff absorbiren, höchst wahrscheinlich sein muss, so erhalten wir ein gewisses Recht zu der Vermuthung, dass die fraglichen großen Zellen Nephrocyten sind. Für diese Vermuthung sprechen 1) das constante Vorkommen dieser Elemente, 2) der bestimmte Platz, den sie einnehmen, 3) ihr Vorhandensein gerade dort, wo die Cytophagen zahlreich sind, endlich 4) ihr Charakter als eigenthümliche Organe, die einen bestimmten Cyclus der Entwicklung haben. Nach

den überraschenden Entdeckungen von KOWALEVSKY, der das Vorhandensein von Nephrocyten bewiesen hat, die als einfache Zellen, ohne besondere Organe zu bilden, und ohne besondere Einrichtungen zur Ausscheidung das ganze Leben in diesem Zustande verbleiben, scheint der primitive Charakter, den sie in unserem Falle besitzen, nicht dagegen zu sprechen. Gewiss wäre es, um dieser Vermuthung einen absolut festen Boden zu geben, unentbehrlich, die Färbemittel zu brauchen, die KOWALEVSKY den erwähnten Schluss aufgedrängt haben.

SALENSKY hat genügend Recht gehabt, die Mannigfaltigkeit der in einem gewissen Grade freien Zellen im Körper der Salpe zu constatiren: 1) freie Entodermzellen, die vom Zellhügel stammen, 2) Blaszellen, 3) Leukoocyten des Elacoblastes, 4) Phagoocyten der Placenta, 5) Cytophagen; und alle diese, von verschiedener Größe und von verschiedenem Aussehen, das in gewissem Maße von ihrem Alter abhängt, scheinen einen genügenden Mischmasch zu bilden, den zu klären man viel Mühe haben dürfte. Die Sache wird noch viel complicirter durch das Vorhandensein noch einer neuen Art von Zellen, die den Kalymmocyten von SALENSKY gleichen. Ich sage »viel«, da diese Zellen nach ihrem Aussehen specifisch genug sind, um unter allen anderen erkannt zu werden.

In seiner Beschreibung der Salpenembryogenese erwähnt er unter Anderem einen Fortsatz der Follikelwand, welcher wahrscheinlich ein blutkörperbildendes Organ darstellt und der von TODARO zuerst beschriebenen blutbildenden Knospe (bottone ematogene) vollkommen entspricht. Von diesem Organe geht, wie in der Abbildung angegeben ist, eine Scheidewand aus, die zwei seitliche Blutsinus von einander trennt. Gerade dann, wenn die von mir beschriebenen Erscheinungen an der Placenta vorkommen, verändert sich die sogenannte Blutknospe. Früher nämlich bildete sie einen Vorsprung im inneren Raume (inneren Blutsinus) der Placenta, welcher mit der Placenta vermittels einer Scheidewand vereinigt war und seinerseits, wie gesagt, nach unten sich wieder in eine Scheidewand verlängerte, die den Blutsinus in zwei seitliche Bluträume abtheilte (Fig. 15). Die Blutknospe sowohl als ihre Wände sind mit einer festen und anscheinend sehr resistenten Membran umgeben. Zu gleicher Zeit mit dem Hinauswandern der Phagoocyten aus der Placenta reißt die Membran ab, und zwar da, wo die Knospe der oberen Scheidewand angeheftet ist. Dieses Abreißen geschieht wahrscheinlich aus ganz mechanischen Gründen: die Zellen in der

Blutknospe vermehren sich rasch, die innere Masse drängt nach außen, und die umgebende Membran hält dies nicht aus, platzt, und die Zellen gelangen in den umgebenden freien Raum. Es sind runde Elemente, die feinkörnig aussehen und einen runden Kern enthalten. Erst nach der Befreiung aus der Blutknospe gelingt es ihnen, sich weiter zu entwickeln. Aber wahrscheinlich geht dies ziemlich rasch vor sich, da man selten alle Übergangsstadien findet. Jedenfalls bläht sich so zu sagen die Blutknospenzelle auf, wird saftig, ihre Körnchen ordnen sich zu Strängen an, und es bilden sich in der Zelle Vacuolen voll Flüssigkeit: mit einem Worte, es entsteht ein Kalymmocyt, um dessen Physiognomie zu vervollständigen ich nur die Beschreibung von SALENSKY¹ zu reproduciren habe: »meistens von kugelförmiger oder ovaler Gestalt sind diese Zellen vollkommen durchsichtig und zeichnen sich von den übrigen durch ihr vacuolisirtes Protoplasma und die schwache Tinctionsfähigkeit aus. Die Vacuolen nehmen den größten Theil des Zellinhaltes ein, während das feinkörnige Protoplasma in kleinen, vom Centrum nach der Peripherie zu verlaufenden Fäden angesammelt ist. Aus der Profilansicht einiger Zellen erkennt man, dass der Kern derselben ganz oberflächlich liegt, eine Lage, die offenbar durch den Druck der stark entwickelten Vacuolen bewirkt ist. Die Kerne der Kalymmocyten sind oval, enthalten eine spärlich entwickelte Chromatinsubstanz und ein punktförmiges Kernkörperchen, welches gewöhnlich in der Mitte des Kernes seinen Platz hat.« Die Ähnlichkeit ist dabei so vollständig, dass man nicht im geringsten daran zweifelt, dass die aus der Blutknospe stammenden Zellen Kalymmocyten sind. Nur eines Punktes der Beschreibung von SALENSKY möchte ich Erwähnung thun. Die Zellen sind nicht chromatophil, es giebt aber eine Farbe, die ihnen specifisch ist, nämlich Safranin, welches alle Granulationen besonders intensiv färbt, in der Weise, dass der Kern gar nicht zu unterscheiden ist und die ganze Zelle grobkörnig ziegelroth erscheint. — Die vermuthlichen Kalymmocyten von *Salpa pinnata* dringen nach außen und finden sich dann direct auf dem Embryo; wie sie sich aber am Aufbau der Tunica der Salpe betheiligen, soll in einer späteren Schrift erörtert werden.

¹ SALENSKY, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschrift Leuckart Leipzig 1892.

3. Etwas über die Entwicklung der Salpen.

Obschon bereits zehn Jahre nach dem Erscheinen der bedeutsamen Monographie von SALENSKY über die Entwicklung der Salpen verfloßen sind, so hat es doch bis in das letzte Jahr Niemand gewagt, sich über diesen höchst wichtigen Gegenstand auszusprechen. Trotz der von SALENSKY behaupteten ganz außerordentlichen Thatsache, dass nämlich nicht im Ei der Impuls zum Aufbau des Thieres liege, sondern in den folliculären, das Ei umgebenden Zellen, bleibt das Ei bestehen, wird sogar befruchtet, verschafft aber dem Embryo nur Nahrung, also anders gesagt und ganz dem entgegen, was wir sonst überall im Thierreich vorfinden: eine plastische Bedeutung haben in der Embryogenese der Salpen ganz accessorische Elemente. Hierüber sind drei Arbeiten im Druck: die umfangreiche Monographie von BROOKS, von der wir schon die von mir erwähnte kurze Mittheilung haben, ferner eine Arbeit von K. HEIDER und endlich meine eigene. Die Monographie von BROOKS will das ganze Gebiet umfassen. HEIDER scheint nur die späteren Stufen der Embryogenese besprechen zu wollen, und ich beschränke mich auf die frühesten. Ein Hauptcapitel aber jeder diesen Gegenstand behandelnden Untersuchung muss darin bestehen, sich über die erwähnten Hauptergebnisse der Arbeit von SALENSKY auszusprechen, und in dieser Hinsicht äußert sich BROOKS ganz entschieden gegen SALENSKY: er hält auch für die Salpen an der Bedeutung, welche jedes Ei überhaupt im Thierreiche besitzt, fest.

SALENSKY hat den größten Theil der bekannten Arten embryologisch untersucht, nämlich *Salpa democratica*, *africana*, *punctata*, *fusiformis* und *bicaudata*. Ich nun habe gesucht, auch das zu sehen, was in der Monographie von SALENSKY fehlte, nämlich die frühesten Stadien von *Salpa bicaudata*, außerdem besitze ich einzelne Thatsachen aus der Entwicklung von *Salpa zonaria*, die SALENSKY gar nicht erwähnt hat, und von *Salpa costata-Tilesii*, die embryologisch ganz unbekannt war. Ich habe meine Aufmerksamkeit hauptsächlich der *Salpa bicaudata* gewidmet, da diese Salpe sich sehr von den anderen unterscheidet und nach SALENSKY einen Übergang zu den embryologischen Anomalien bildet. SALENSKY, der sich über den Hauptpunkt seiner Untersuchung bei allen anderen Salpen ganz bestimmt äußert, ist bei *S. bicaudata* etwas skeptisch und spricht sich so aus (pag. 362): »Entweder gehen die Blastomeren unter allmählicher Verkleinerung zu Grunde — sie könnten als Nährmaterial für die Bildungszellen

dienen — oder sie verändern unter fortwährender Theilung Form und Bau und vermischen sich so mit den Gonoblasten, dass sie endlich von den letzten nicht zu unterscheiden sind. Diese Frage durch directe Beobachtungen entscheiden ist sehr schwer und bei dem Material, das mir zu Gebote stand, war das unmöglich.« Außerdem unterscheidet sich die *Salpa bicaudata* ganz wesentlich darin, dass ihr die Faltenhülle fehlt, der Epithelhügel und der Follikel transitorisch sind und endlich der Oviduct als Bruthöhle dient und in diesem Falle auch transitorisch wird. Diese Angaben zu revidiren und zu sehen, ob die angegebenen Unterschiede wirklich so tief greifen, hat mich auch dazu veranlasst, gerade die *Salpa bicaudata* zum Gegenstande meiner Untersuchung zu wählen.

Die Veränderungen, die am unbefruchteten Ei vorkommen, sind sehr genau von TODARO beschrieben worden¹, und wenn ich mir erlaube, sie hier zu wiederholen, indem ich sie vollständig bestätige, so thue ich das nur, um mich in der Frage über das Schicksal des Oviductes nach SALENSKY auszusprechen. Da die Verhältnisse der Blutsinus zum Oviduct keine Bedeutung für meinen Zweck haben, so werde ich diesen Punkt unerwähnt lassen.

Die Bildungsstätte des Eies von *Salpa bicaudata* liegt etwas anders, als bei den anderen Arten, nämlich näher an der Mitte des Körpers, aber sie gehört jedenfalls noch der vorderen Hälfte des Körpers an. Das Ei mit allen seinen accessorischen Theilen ist gänzlich in die Tunica eingebettet. Diese Theile sind folgende: 1) eine taschenförmige Erweiterung der Athemhöhle, die SALENSKY als eine Erweiterung des Oviductes bezeichnet; ich möchte sie eher als Bruthöhle oder Uterus (der Terminologie von TODARO folgend) ansehen (Fig. 19 *Bt.h*); 2) ein Stiel, den SALENSKY Eistiel nennt; ich werde ihn als eigentlichen Oviduct (*Od*) bezeichnen; er ist von einem Canale durchsetzt und führt direct in den Follikel, der das Ei umfasst; endlich 3) der Follicularfortsatz (*Ff*), welcher sich nach vorn richtet und den Follikel überragt. Dieser Fortsatz ist eine unmittelbare Verlängerung des Oviductes und gleich ihm hohl. Die Veränderungen nun sind folgende: der Fortsatz wird etwas mächtiger, sein Vorderende bleibt nicht zugespitzt, sondern verdickt sich keulenförmig und ändert dabei seine Lage: es neigt und krümmt sich in der Richtung des Uterus (Fig. 21). Die Krümmung wird mehr und mehr ausgeprägt, bis endlich der Fortsatz sich andererseits den Wänden des fraglichen

¹ TODARO, Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. in: Atti Accad. Lincei Mem. (4) Vol. 1 1886.

Uterus dicht anlegt. So reitet gewissermaßen der Follikel auf dem Uterusdach, und seine zwei Schenkel (der Oviduct einerseits und der Fortsatz andererseits) schmiegen sich der Bruthöhle in einer symmetrischen Art an (Fig. 22).

Ein Längsschnitt durch das Ei auf diesem Stadium zeigt Folgendes (Taf. 15 Fig. 23). Er hat das Keimbläschen nicht getroffen, wohl aber die beiden Schenkel; der eine mündet in den Uterus, und durch ihn dringen gewiss die Spermatozoen ein; der andere bleibt blind geschlossen. Wir sehen also, der beschriebene Process hat wenig Eigenthümliches an sich, da alle den Follikel begleitenden Theile bei allen Salpen vorkommen, und bei *Salpa bicaudata* nur der Follikelfortsatz beibehalten wird und deswegen eine bestimmte Rolle bei den nächsten Erscheinungen spielt. Eine besondere Contraction des Eistieles, die nach SALENSKY allen Arten der Salpen charakteristisch ist, habe ich bei *Salpa bicaudata* nicht beobachtet.

Um die embryogenetischen Erscheinungen bei den anderen von mir beobachteten Salpen zu parallelisiren, möchte ich hier etwas über *S. zonaria* sagen. Die Mehrzahl der Kettensalpen producirt nur ein einziges Ei. als Ausnahme ist hier *Salpa zonaria* und *costata* zu betrachten. Die erstere besitzt gewöhnlich 4 Embryonen, seltener 5 und ganz selten nur 3: *Salpa costata* hat 5—7. Außer durch die Zahl unterscheiden sich die zwei genannten Arten dadurch, dass bei *zonaria* die Embryonen im Alter sich stufenweise folgen, bei *costata* hingegen sich nach dem Alter in drei Gruppen theilen. In dieser Beziehung werden vielleicht die späteren Untersuchungen beweisen, dass die anderen Salpen auch eine Neigung zu einer mehrzähligen Vermehrung haben, da SALENSKY die Meinung ausspricht, dass sie, sobald sie den Embryo ausgestoßen haben, einen neuen Eierstock zu produciren im Stande sind.

Wenn wir einen jungen Eierstock von *Salpa zonaria* näher betrachten, so finden wir Folgendes (Taf. 16 Fig. 25): er besteht aus einem Oviducte mit 4 Eiern, alle von einer Follicularmembran bedeckt, davon sind 3 ganz gleich groß und bilden eine gemeinsame Masse, das 4. Ei aber ist etwas größer, ganz kugelförmig und besitzt einen selbständigen Follikel. Im nächsten Stadium (Fig. 24) sehen wir nur noch 2 Eizellen einen gemeinsamen Körper bilden, während die anderen beiden selbständig geworden sind. Nach den Abbildungen zu urtheilen müssen wir annehmen, dass die Reifung der Eier erst dann anfängt, wenn sie sich von dem gemeinsamen Boden abgetrennt haben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass in

einem weniger weit vorgertieften Stadium, als das in Taf. 15 Fig. 25 abgebildete ist, das Ovarium ein ungetheiltes Organ vorstellt. Ich möchte hier noch hinzufügen, dass ein nach einander folgendes Reifen der Eizellen die Thatsache erklärt, dass sich die Embryonen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung befinden und dass sie sich im Alter regelmäßig progressiv folgen. Bei *Salpa costata* reifen wahrscheinlich die Eier nahezu periodisch.

Leider sind mir die Erscheinungen der Befruchtung und Entstehung der Richtungskörperchen unbekannt geblieben. Über das Ei selbst habe ich nichts Besonderes zu sagen. Wie am Ei von *Salpa zonaria* sichtbar ist, stellt es einen protoplasmatischen Körper mit verhältnismäßig großem Kern dar, in dem man wie gewöhnlich ein feinkörniges Kernplasma unterseiden kann. Die Theilung des Eies in 2 Blastomeren ist in Taf. 16 Fig. 26 angegeben. Hier sehen wir den einschichtigen Uterus, der eine leise Vertiefung an seinem apikalen Theile darbietet. Dem entsprechend communicirt der Follikel nicht nur mit dem Uterus, sondern berührt ihn sogar nicht einmal und ist davon durch eine dünne Schicht Tunicasubstanz getrennt. Der Follikel selbst stellt eine Hohlkugel vor, in der sich die in zwei Blastomeren getheilte Eizelle befindet. Diese nimmt, so möchte ich sagen, einen unbedeutenden Theil der inneren Höhle ein, was bei den Salpen allgemein der Fall ist. Jedes Blastomer stellt einen etwas in die Länge gezogenen ovalen Körper vor, der in diesem Falle zwei runde Kerne besitzt, von denen einer (in beiden Blastomeren) vorn liegt, der andere aber nach hinten gerückt ist. Das Vorkommen der zwei Kerne beweist genügend, dass jedes Blastomer sich zu theilen anschickt. Nach der gleichen Größe der Kerne zu urtheilen, muss man sich denken, dass die 4 ersten Blastomeren gleich groß werden. Das ganze Gebilde ruht auf einem Polster, das sich in dem Follikel befindet.

Vergleichen wir die Polsterzellen mit den eigentlichen Follikelzellen, so finden wir, dass sie nur in der Form etwas verschieden sind: die Follikelzellen sind cylindrisch, die das Polster bildenden Zellen hingegen sehen etwas rundlich aus, ein Unterschied, der leicht durch die gegenseitigen Verhältnisse der Zellen zu erklären ist. Ein späteres Stadium ist in Fig. 27 abgebildet. Hier ist das Ei in 4 gleich große Blastomeren getheilt, von denen eine sich nicht auf dem Schnitte befindet, bei einer anderen hat der Schnitt den Kern nicht getroffen, und nur zwei sehen vollständig aus. Was dabei besonders ins Auge fällt, ist die Unabhängigkeit der Blastomeren von einander: sie berühren

sich sogar kaum. In Bezug auf den Follikel ist hier zu sehen, dass das Polster wahrscheinlich im Innern sich über die ganze Wand des Follikels hinzieht und sein Lumen in zwei nahezu gleiche Theile scheidet, von denen der eine die 4 ersten Blastomeren einschließt, während der andere leer bleibt. In diesem Stadium finden wir also die Anlage von besonderen Falten, die schon von SALENSKY genau beschrieben sind.

Das nächste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 28 wiedergegeben. Die Zahl der Blastomeren kann hier nicht genau festgestellt werden; sie muss sich auf 6 belaufen, von denen aber nur 3 (2 große und 1 kleine) gezeichnet sind. Wir sehen hier, dass die beiden Wülste, die in der früheren Figur hügelartig angegeben sind, sich dicht den Blastomeren anlegen und sich sogar darüber verbreiten in der Weise, dass sie eine Scheidewand zwischen der Hälfte mit Blastomeren und der leeren gebildet haben. Da aber die Blastomeren sich vermehren und ein umfangreiches Volumen besitzen, so wird die aus den Gonoblasten (Kalymmocyten) gebildete Scheidewand in das benachbarte Lumen hineingedrängt, und dieses daher allmählich um so kleiner. Die Blastomeren sind zwar von den sich vermehrt habenden Gonoblasten noch nicht ganz bedeckt, wie aus dem nächsten Schnitt ersichtlich wird; wenn es hier aber so dargestellt ist, so stimmt das mit der Thatsache überein, dass der Schnitt nicht das Centrum des Follikels getroffen hat, sondern seitlich geführt war. Das Plasma der Blastomeren sieht hier schon anders als früher aus: es glänzt etwas und, ich möchte sagen, erscheint amorph. Die Kerne der Blastomeren haben eine ovale Gestalt und eine verschiedene Größe; ihr Chromatin besteht meistens aus glänzenden Körnchen.

Der nächste Schnitt ist in Fig. 29 wiedergegeben. Die Follicularhöhle scheint hier doppelt zu sein, aber nur weil die Richtung des Schnittes von der früheren verschieden ist. Die Blastomeren behalten das frühere glänzende Aussehen, bilden einen gemeinsamen centralen Haufen und sind in activer Vermehrung begriffen; viele von ihnen besitzen sogar doppelte Kerne. Die nächste wichtige Veränderung ist in der folgenden Figur angegeben; sie bezieht sich auf die Beschaffenheit der Blastomeren, nämlich das glänzende Aussehen des Plasmas im früheren Stadium rührt, wie jetzt ersichtlich wird, von einer fettartigen Substanz im Plasma her, die sich darin concentrirt und besondere, stark lichtbrechende Körper gebildet hat, die in vielen Blastomeren vorhanden sind (Fig. 30; im Schnitte sind die

Blastomeren nicht alle getroffen worden). Die Kerne streben sich immer weiter zu vermehren und bilden sogar kleine Zellen aus, die sich aber noch trotz ihrer geringen Größe bedeutend von den umgebenden Gonoblasten unterscheiden.

Zu gleicher Zeit wird die primitive Follicularhöhle (*p.fl.*) mehr und mehr verdrängt und ändert dabei ihren Ort, indem sie sich nach unten richtet (Fig. 31). Dieses nächste Stadium zeigt uns die Weiterentwicklung in derselben Richtung; das will sagen, dass die eigentlichen Zellen der Blastomeren sich von dem Dotterplasma gänzlich abgetrennt haben und eine starke Neigung zur Vermehrung äußern. Wenn die betreffenden Kerne sich noch nicht geteilt haben, so besitzen sie schon doppelte Kernkörperchen, welche die bevorstehende Theilung anzeigen. Äußerlich hat der junge Embryo ein buckelartiges Gebilde, das ihm seitlich ansitzt und nur aus Gonoblasten gebildet ist — es ist die Anlage der von SALENSKY so genannten Blutknospe.

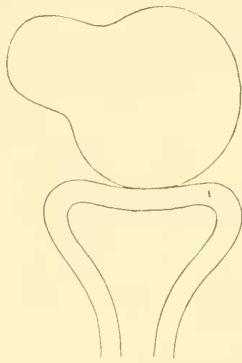


Fig. 9.

Bis jetzt scheinen, wie wir gesehen haben, die Gonoblasten von den Blastomeren gänzlich getrennt zu sein und nur so zu sagen den Rahmen zu bilden, worin die eigentliche Embryogenese vor sich geht. Weiter treffen wir eine Veränderung in der Lage des Embryos: die Blutknospe erhebt sich (Textfigur 9) und sitzt dem Embryo nicht mehr lateral, sondern vertical an. Die inneren Veränderungen, die dabei der Embryo erlitten hat, sind schon sehr bedeutend. Erstens ist die primitive Follicularhöhle gänzlich verschwunden; zweitens sind die Gonoblasten in den inneren, nur Blastomeren enthaltenden Raum hineingerathen; und drittens haben sich die eigentlichen Blastomerenzellen beträchtlich weiter vermehrt. In Fig. 32 sehen wir, dass diese Zellen ein sehr verschiedenes Aussehen besitzen: einige sind in Halbiring begriffen, die anderen bilden sogar einen ganzen Haufen kleiner heller Kerne, die mit den Gonoblasten zusammen liegen und sich kaum von ihnen unterscheiden. Man kann jedenfalls nicht behaupten, dass alle Blastomerenzellen demselben Schicksal unterworfen sind: einige Kerne gehen ganz bestimmt zu Grunde. So ist in Fig. 32 mit *kr'* ein solcher Kern angedeutet; er sieht wie ein geschrumpfter heller Körper aus, der beträchtliche Dimensionen erreicht hat; das

ihm angehörige Dotterplasma ist schon fast völlig verschwunden. Es wäre noch etwas über dieses Stadium zu sagen: nämlich das untere Ende des Embryos wächst in die Bruthöhle hinein, um sich endlich mit ihrer Wand zusammenzulöthen. Die Art und Weise der Vermehrung der Blastomerenzellen ist auch in Fig. 33 ziemlich klar angegeben: wir treffen hier zwei Blastomeren, bei denen die Kerne mit ihrem Plasma sich von dem Dotterplasma fast ganz getrennt und zu gleicher Zeit halbirt haben. Jetzt erst gelangen wir zum jüngsten von SALENSKY für *S. bicaudata* erwähnten Stadium, das er folgendermaßen beschreibt (pag. 361): »Die großen, mit einem hellen Protoplasmahof und einem dunklen Kern versehenen Zellen (*Bm*) stimmen ihrer Lage und ihrem Bau nach mit den Blastomeren überein und zeichnen sich nur durch einen etwas eigenthümlichen Bau ihrer Kerne von den letzten aus. Die kleineren verhalten sich zu den ersten, wie die Gonoblasten zu den Blastomeren bei anderen Salpen und können demgemäß als Gonoblasten resp. Follikelzellen angesehen werden.« Die Beschreibung entspricht vollständig dem Stadium, das bei mir in Fig. 34 wiedergegeben ist, mit dem Unterschiede jedoch, dass die primären Blastomerenkerne hier gar nicht vorhanden sind, da sie sich von dem Dotterplasma schon längst abgetrennt und eine ganze Nachkommenschaft von Zellen gebildet haben, die sich mit den Gonoblasten vermischt haben. Was aber SALENSKY als Blastomerenkerne bezeichnet, sind schon keine Kerne mehr, sondern einzelne Dotterplasmabildungen, die von einem hellen Hofe (vielleicht eine künstliche Erscheinung) umgeben sind. SALENSKY hat schon erwähnt, dass in diesem Stadium eine neue spaltförmige Follikelhöhle auftritt, welche die Follikelwand von der Embryonalzellenmasse scheidet. — Zu gleicher Zeit muss ich erwähnen, dass das Dach der Bruthöhle in Zellen zerfällt (*p.d*), die schon der Embryonalzellenmasse keinen Widerstand mehr dagegen leisten, in die Bruthöhle hineinzudringen.

Das nächste Stadium, das ich beobachtet habe, ist in Fig. 35 gezeichnet. Der Unterschied vom früheren ist bedeutend und äußert sich hauptsächlich darin, dass die Embryonalzellenmasse wieder zwei verschiedene Arten von Elementen zeigt. Die einen bilden, wie gesagt, das Gewölbe des Raumes, das von einer grobkörnigen Zellenmasse erfüllt ist. Das Gewölbe besteht aus Zellen, die ziemlich compact an einander liegen, und deren Kerne eine Neigung zur Desorganisation äußern. Ganz anders verhalten sich die Kerne der grobkörnigen Zellenmasse; sie bilden den eigentlichen Keim aus, der

auf dem folgenden Schnitt (Fig. 36) mit *emb* bezeichnet ist. Über diese Zellen äußert sich SALENSKY mit vollem Rechte so: »Sie sind so charakteristisch, dass man sie an gefärbten Präparaten mit den übrigen Zellen gar nicht verwechseln kann. Sie heben sich durch ihre kugelförmige Gestalt und durch einen stark lichtbrechenden Kern von den umgebenden Zellen sehr scharf ab.« SALENSKY wirft die Frage auf, woher diese Zellenmasse stammt, bringt sie aber nicht zur Entscheidung. Mir scheint es sicher zu sein, dass diese Zellen im Follikel entstehen und in die Bruthöhle gelangen, aber ob es Abkömmlinge von Blastomeren oder ob es Gonoblasten sind, das weiß ich nicht. Jedenfalls lässt sich, da viele Gonoblasten (*gn.bl* in Fig. 35) zu Grunde gehen, vermuthen, dass die in Rede stehenden Zellen von den Blastomeren abstammen und keine Gonoblasten sind.

Ganz eigenthümlich und höchst sonderbar sind die ersten Entwicklungsstufen bei *Salpa Tilesii*. Die Segmentation habe ich hier nicht gesehen, und das früheste Stadium, das ich zur Disposition gehabt habe, ist in Fig. 37 abgebildet. Es ist ein Follikel, der beiderseits in einen alle Embryonen verbindenden Kanal übergeht. Zu dieser Zeit erscheint der Kanal fast gänzlich atrophirt. Das ganze Gebilde enthält dreierlei Elemente: 1) zwei helle Zellen (*emb*), die beisammen liegen und große blasige Kerne mit Kernkörperchen und Chromatinkörnern besitzen, 2) große grobkörnige Kugeln (*Bl*), worin man keine Kerne mehr unterscheiden kann, und 3) vereinzelt kleine Zellen, die hauptsächlich an der Peripherie liegen und auch in den centralen Theil des Follikels hineindringen. Es fragt sich also: wie sind alle diese Theile zu erklären? Kaum kann es einem Zweifel unterliegen, dass die hellen großen Zellen dauernde Blastomeren sind, aus denen der Keim entsteht, die grobkörnigen Kugeln (*Bl*) sind zu Grunde gehende Blastomeren, die dem Keim als Nährmaterial dienen, die freien kleinen Zellen endlich sind Follicularelemente, Gonoblasten, die sich von der Follikelwand abgetrennt haben. Die weitere Ausbildung besteht in einer Vermehrung der dauernden Blastomeren, die in Fig. 38 einen ganzen Haufen von hellen Zellen bilden.

Mit der Ausbildung des Embryos, bevor sich die Keimblätter differenziren, entstehen mehrere accessorische Theile, die als Schutz-einrichtungen anzusehen sind und gar nichts mit der eigentlichen Embryogenese zu thun haben. Während dieser 2. Periode bleibt der Keim unverändert, und erst nach der Ausbildung der Schutztheile fängt seine Entwicklung wieder an. Ich muss gestehen, dass zwischen Fig. 38 und der nächsten eine Lücke existirt, und desswegen kom-

men gewiss einige Details vor, die noch zu erklären sind. Jedenfalls sehen wir in Fig. 39, dass der Follikel (der Schnitt hat den eigentlichen Keim nicht getroffen) von einer Ringfalte umgeben wird, die mit der Faltenhülle der übrigen Salpen zu identificiren ist. Zwischen beiden Schichten dieser Falte giebt es eine Gallertsubstanz voll freier Zellen. Im Boden dieser Falte, gerade dort wo der Follikel angeheftet ist, befindet sich eine Verdickung, die aus einer lockeren Zellenmasse besteht. In diesem Stadium habe ich keine weitere Veränderung dieser Masse gefunden, aber etwas später hat sich eine obere Schicht und ein innerer Zellenhaufen differenzirt (Fig. 40). Dieser Haufen steht in Communication mit dem inneren Raum, worin der Follikel liegt, durch einen Canal (*kl*), und durch diesen wandern vielleicht freie Zellen und mischen sich dem Follikelinhalte bei. — Je weiter desto mehr wird der Follikel umwachsen, und desto mächtiger werden die Falten, die sich schornsteinartig emporrichten (Fig. 41). Außen bekommen sie verschiedene Auswüchse, die wie Zotten aussehen; innen wird die Gallertmasse mächtiger, und ihrer Entwicklung kann man einigermaßen die Verengung des inneren Canales zuschreiben, der zu dem Follikel führt. In diesem Stadium stellt das ganze Gebilde einen Cylinder vor, an der Basis mit einem Raum, der sich durch einen Canal nach außen öffnet; an diesem Canale muss man also eine innere und eine äußere Öffnung unterscheiden. Wir müssen uns vorstellen, dass die Ränder der inneren Öffnung immer mehr und mehr ins Innere ragen (*rd*) und den Follikel umgeben, der sich also wie in einem Trichter befindet. Letzterer besteht aus zwei Zellschichten und kann als Placenta angesehen werden.

Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 42), wo der Schnitt etwas schräg geführt ist, unterscheiden wir die innere folliculäre Masse, die schon einer umgebenden Scheide entbehrt und uns alle früheren Theile erkennen lässt. Auf diesem Schnitte sehen wir, dass die basale Zellenmasse Elemente liefert, die sich dem Follikelinhalte beimischen. Die Placenta erscheint hier wie ein Löffel (der innere Canal ist nicht getroffen), der ins Innere hineinragt.

Weiter bemerken wir, dass das ganze Gebilde beträchtlichen Umgestaltungen unterworfen wird. Wir müssen uns nämlich vorstellen, dass sein apicaler Theil mit der äußeren Öffnung sich nach unten umbiegt, was den Canal bedeutend verlängert (Fig. 43). Zugleich erweitert er sich bedeutend in die Quere, und die äußere Öffnung sieht wie eine Spalte aus, die von zwei bogenartigen Lippen

umgeben wird. Die eigentliche Placenta verlängert sich ebenfalls und sieht auf dem Schnitte wie eine Zange aus, welche die embryonale Zellenmasse einschließt. Ich möchte noch betonen, dass sich zwischen der Schicht der Placenta und auch in der Dicke der Lippen der äußeren Öffnung reichliche Blutgefäße voll Blutkörperchen verzweigen. Das nächste Stadium, das ich besitze (Fig. 44), zeigt keine bedeutenden Veränderungen; das Einzige, was vielleicht zu erwähnen wäre, ist das Vorkommen von besonderen ziemlich großen Zellen, welche die Öffnung der zangenartigen Placenta zuschließen und eine Masse bilden, die mit dem Incubationspfropf von *S. bicaudata* zu vergleichen wäre. Dass die Zange als Placenta anzusehen ist, geht daraus hervor, dass die ganze embryonale Masse einem Punkte ihrer inneren Oberfläche angeheftet ist, und zwar gerade dort, wo sich der Keim (*emb*) befindet.

Was die frühere Masse des übrigen Follikels betrifft, so scheint sie bedeutend desorganisirt zu sein; ihre Zellen sind fast zerfallen, die Kerne liegen entweder einzeln oder sind in der Art verändert, dass man sie nur an den Resten des Chromatins erkennen kann. Von den grobkörnigen Kugeln sind nur wenige geblieben, und ihre Zellennatur ist gar nicht mehr zu erkennen. — Obgleich ich die weitere Entwicklung nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, so bleibt mir doch keine andere Vermuthung übrig, als dass der definitive Embryo sich ganz und gar aus den übrig gebliebenen und nicht veränderten Blastomeren entwickeln wird. Wenn wir uns der frühesten embryonalen Erscheinungen der von mir beobachteten *S. bicaudata* und *Tilesii* erinnern, so sehen wir, wie es überaus leicht ist, eine falsche Erklärung von dem ganzen Processe zu geben: urtheilt man nach Fig. 34 bei *S. bicaudata* und Fig. 39 und 41 bei *S. Tilesii*, so kann man mit vollem Recht den Schluss ziehen, dass die Blastomeren für die Embryogenese nur als Nährmaterial Bedeutung haben, und dass der ganze Aufbau auf den Gonoblasten basirt. Im Großen und Ganzen treffen wir hier in einer natürlichen Weise dieselbe Erscheinung an, welche H. DRIESCH künstlich bei den Embryonen hervorgerufen hat, nämlich die partielle Entstehung des Organismus ohne die vollständige Betheiligung des ganzen fragmentirten Eies.

Wie schwer es überhaupt ist, einen sicheren Standpunkt in dieser Frage einzunehmen, ist am besten bei *S. zonaria* zu sehen, wenn man entweder nach den späteren Stadien sein Urtheil fällt oder das entscheidende Stadium übersehen hat. Meine eigenen Beobachtungen

an dieser Salpe erstrecken sich leider auf ein ungenügendes Material. So zeigt uns Fig. 45 den sogenannten Epithelhügel, der aus einem bedeutenden Keime besteht und viel größer als bei den anderen Salpen ist.

Der eigentliche Follicularkeim besteht hier aus einer Gonoblastenmasse, in der viele Blastomeren eingeschlossen sind; einige von diesen besitzen noch Kerne, die anderen haben sie schon verloren. Die Größe der Blastomeren ist auch verschieden, da einige, überhaupt jene, welche der Kerne entbehren, schon von der umgebenden Masse verzehrt sind. Das Plasma der Blastomeren enthält fettartige Einschlüsse in Form von Nadeln, die eine bestimmte Stellung haben, indem sie um den Kern radiär angebracht sind. Außerdem haben einige Blastomeren äußerlich eine glänzende Auflagerung, wie eine Mondsichel. Die äußeren Zellen des Follikelkeimes (das zukünftige Ektoderm ausgeschlossen) haben eine prismatische Form; ihnen liegt dicht die primäre Follicularhöhle an, die bald verschwindet und, wie die Figur angiebt, von plasmatischen Strängen durchzogen ist. Aber was hier hauptsächlich zu bemerken ist, ist der Zellenstrang, der den Keim durchzieht und halbt. Wenn in Fig. 45 die obere Hälfte etwas kleiner aussieht, als die untere, so rührt das von der etwas schiefen Richtung des Schnittes her, sonst erscheinen die beiden Hälften gleich groß, und in beiden ist eine bestimmte Anzahl von Blastomeren eingeschlossen. Der erwähnte Zellenstrang besteht aus wenigen langen Zellen mit länglichen Kernen. An der Stelle dieses Stranges, oder besser zwischen den ihn bildenden Elementen, entsteht eine Spalte, die spätere Athemböhle. Außerdem werde ich noch beifügen, dass die Blutknospe schon am Keime existirt, aber auch von dem Schnitte nicht getroffen ist. Auf dem nächsten Stadium vereinigt sich das künftige Ektoderm (Ektodermkeim) mit der übrigen Keimmasse (Fig. 46). Der Hauptunterschied dieser Entwicklungsstufe von den früheren besteht in dem Vorhandensein einer Placenta, welche aber etwas anders gebildet ist, als bei den übrigen Salpen: die Faltenhülle kommt ja bei *Salpa zonaria* nicht vor, es giebt keine untere und obere Falte; da aber die Wände der Placenta eine Fortsetzung des Ektodermkeimes sind, so können wir diese als homolog der unteren hämalen Falte ansehen. Wie bei *Salpa fusiformis* bildet die Placentahöhle einen Blutsinus, der von oben von dem Placentadach begrenzt ist; dieses Gebilde ist nach Analogie mit den übrigen Salpen als Rest der unteren Follikelwand zu betrachten. In der Mitte des Placentadaeches entspringt die Blutknospe, die in unserem

Falle doppelt aussieht. Die Grenzen zwischen dem Dache der Placenta und deren Seitenwänden sind nicht schwer zu bestimmen. Die Structur der inneren Masse des Keimes ist ziemlich wie früher; die Zahl der Blastomeren hat sich jedoch etwas vermindert. Charakteristisch erscheint wieder die Anlage der Athemböhle, die schon aus zwei Reihen Zellen gebildet ist. In diesem Stadium erscheinen noch zwei quere Zellenreihen, die zu der Längsreihe unter einem spitzen Winkel stehen und diese mit der Peripherie des Embryos zu verbinden scheinen. Wir sind dabei im Stande, alle drei Keimanlagen zu unterscheiden. Der Ektodermkeim, der, wie wir schon früher erörtert haben, vollständig dem Mutterkörper angehört, ist die Ektodermanlage, die drei erwähnten Zellreihen stellen die Entodermanlage vor, und alles Übrige, alle Gonoblasten zwischen dem vermeintlichen Ektoderm und Entoderm bilden das Mesoderm. Die Mesoblastzellen sind im Keime sehr unregelmäßig vertheilt: gerade im Centrum, zwischen den zwei queren Zellreihen sind sie locker, an der Peripherie hingegen zusammengedrängt. Um die Bedeutung der Querreihen zu bestimmen, müssen wir uns einem späteren Stadium zuwenden, das in Fig. 47 abgebildet ist. Wir treffen hier ungefähr dieselben Eigenthümlichkeiten wie früher. Als etwas Besonderes ist hier die Querspalte zu erwähnen, die horizontal den Keim durchzieht und Erweiterungen — vielmehr Höhlungen — an den beiden Enden bildet. Die rechte Höhlung (*N.h*) stellt die Anlage des Nervensystems vor und besitzt eine dreieckige Form, die linke (*At.h*) ist die Athemböhle. Die Ränder der Spalten sind von Zellen ausgekleidet, die sich zu Reihen anordnen. Das angelegte Nervensystem entspricht der rechten Querreihe. Meridional giebt es auch eine Spalte wie eine Sichel mit ganz regelmäßig angeordneten Zellen. Diese Spalte repräsentirt die künftige Cloake (*Cl*). Die Ektodermanlage überzieht den Keim vollständig¹. Die Blastomeren erscheinen sehr degradirt: nicht alle besitzen Kerne. Es ist hier noch zu erwähnen, dass den Blastomeren sich lange Zellen anschmiegen, deren Kerne sich mit Anilinfarben (z. B. mit Safranin) viel stärker färben. Ich kann diese Zellen nicht auf die Blastomeren zurückführen, da diese schon zu degradirt sind, um noch fortpflanzungsfähig zu sein. Das verschiedene Aussehen der Zellen mag der größeren Nähe ihrer Nahrung (Blasto-

¹ Weitere Untersuchungen an *S. democratica* und *punctata* haben mich davon überzeugt, dass dieses Ektoderm ein provisorisches Gebilde ist und abgeworfen wird; wahrscheinlich ist dies auch bei *zonaria* der Fall, aber bedeutend später als bei *d.* und *p.* (Zusatz bei der Correctur.)

meren) zugeschrieben werden. Ob diese Zellen eine besondere Bedeutung für die folgenden Prozesse haben, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, glaube es aber kaum. Das folgende Stadium (Fig. 48) zeigt uns die Anlage der Organe in einer viel charakteristischeren Form. Die horizontale Spalte hat sich in die geräumige Athemhöhle (*At.h*) verwandelt, die sich nach oben bogenförmig erweitert. Diese Erweiterung besitzt eigene, vollständig abgeschlossene Wände aus Cylinderepithel — es ist das Nervensystem (*N.h*). Die künftige Cloake (*Cl*) hat eine bohnenförmige Gestalt. Was überaus sonderbar erscheint, ist die Verbindung des Nervensystems durch lange Zellen mit dem Ektoderm, und die der Cloake in derselben Weise mit der Athemhöhle. Zahl und Größe der Blastomeren haben sich sehr verkleinert.

Ohne mich eingehend über die Entstehung aller Organe der Salpe zu äußern, was der Zweck meiner nächsten Arbeit sein wird, werde ich hier nur kurz eine der folgenden Entwicklungsstufen von *Salpa zonaria* erwähnen (Fig. 49). Die äußere Form hat sich sehr verändert. Der Keim sieht nicht wie eine Warze aus, sondern hat die Form einer Tulpe angenommen, die mit einem dünnen Stiel dem Boden angeheftet ist. Die Athemhöhle ist sehr geräumig und findet sich mit dem Nervensystem vereinigt. Das Dach der Placenta (*Pl*) macht eine Ausbuchtung in sie hinein und besteht aus cylindrischen, dunkelkörnigen und saftigen Zellen. Die Wände der Placenta, oder anders gesagt ihr Stiel selbst, ist zweischichtig und wird innen von vereinzelt Zellen ausgekleidet, deren Ursprung derselbe zu sein scheint wie der der lymphatischen Zellen, die den inneren Placentarraum einnehmen, das heißt sie verdanken ihre Provenienz dem Zerfall der Blutknospe.

Eine genaue Beschreibung der späteren Stadien ist augenblicklich nicht meine Absicht, und so werde ich nur die Veränderungen erwähnen, die hauptsächlich äußerlich an *S. zonaria* zu sehen sind; sie sind auf Tafel 14 angegeben und beweisen, dass dabei eine ziemlich sonderbare larvale Form vorkommt. Fig. I zeigt uns eine successive Generation von Keimen, die sich im Äußeren ziemlich gleich sind und sich nur durch die Größe und die Anlage der Organe von einander unterscheiden. Im kleinsten Keime (ich möchte gern sagen — Knospe) ist die stielförmige Placenta schon angelegt und die Blutknospe auch vorhanden, die Athemhöhle bedeutend entwickelt. Der nächste Keim hat bereits die Placenta in die Athemhöhle hineingewölbt, wie im Längsschnitte ersichtlich wird. Je weiter, desto größer wird der Keim, und seine Athemhöhle sieht wie aufgebläht aus. Am größten Keime ist schon der Mund angelegt, und daneben

muss das Ganglion liegen, und von diesem Punkte aus wächst die Kieme durch die Athemhöhle hindurch. Der nächste Keim (Fig. II) zeigt die Entstehung des Elaeoblastes, das als ein seitlicher, dem stumpfen Mundkegel entsprechender Auswuchs erscheint, dessen innere Masse blasig aussieht. Das Elaeoblast ändert die Form des Keimes bedeutend und nimmt ihm die Symmetrie. Gerade über dem Elaeoblaste ist die eben erst entstandene Cloakalöffnung zu erwähnen. In ihrer Nähe, und sich ins Innere des Elaeoblastes richtend, entsteht der Darmcanal, der entsprechend den Beobachtungen von SALENSKY sich anfänglich als ein blinder Auswuchs der Athemhöhle anlegt, sich dann aber umbiegt und wieder nicht weit von seinem Ursprunge in die Athemhöhle einmündet. Entsprechend dem Darmcanale, aber unter ihm, legt sich das Pericardium mit dem Herzen als ein solider, etwa bohnenförmiger Körper an. In diesem Stadium sind von außen die Muskelreifen schon gut sichtbar. Die Placenta bildet eine umfangreiche Kugel, die in den Embryo hineinragt.

Das nächste Stadium (Fig. III) manifestirt eine noch größere Abweichung von der anfänglichen Knospenform, und wenn man überhaupt eine Symmetrie sucht, so wird sie ganz verschieden von der früheren sein: sie war bei der Knospenform vertical, hier ist sie horizontal geworden. Früher musste ein Schnitt, um den Keim genau zu halbiren, entweder vertical oder transversal geführt sein, jetzt darf er nur die horizontale Richtung haben. In diesem Stadium hat der Keim eine längliche Form, wie ein *Doliolum*, angenommen, und seine Längsachse ist viermal so groß wie seine Querachse. Was das Äußere dieser Larve so bedeutend ändert, ist der Schwanz, der eine in eine Spitze ausgezogene Keule darstellt (Fig. IV). Die Placenta wird nun allmählich resorbirt. Lateral und innen verläuft ein opaker Streifen (Fig. III), der sich an jeder Seite der Placenta hinzieht und um diese so zu sagen umbiegt. Am vorderen Ende vereinigen sich diese Streifen dicht am Munde, hinten richten sie sich gegen einander, berühren das Pericardium und verlieren sich in ihm. Es sind die beiden Hälften des Endostyls, welche separat untersucht als zwei Wülste erscheinen und erst nach der Vereinigung die beiden Ränder eines rinnenförmigen Organs bilden.

Endlich kommt nach dem allmählichen Schwinden des Schwanzes die ausgebildete Form der *S. zonaria* zum Vorschein, deren Abbildung nur in einer wenig verbreiteten Schrift von TRAUSTEDT¹

¹ M. P. A. TRAUSTEDT, Bidrag til Kundskab om Salperne. in: Danske Vid. Selsk. Skrift. (6) 2. Bd. 1855.

angegeben ist. Da aber die Figur wahrscheinlich nach conservirtem Material gemacht ist (die Muskelreifen scheinen künstlich contrahirt zu sein), so habe ich es für richtig gehalten, meiner Arbeit eine Abbildung der beiden Formen (Ketten- und Solitärform) nach dem Leben beizugeben (Fig. V und VI). Die Charaktere sind von CARUS (*Prodronus faunae mediterraneae* 2. Bd. 1889—93 pag. 494) in folgender Weise angegeben: *S. cordiformis-zonaria*. Quoy et Gaim.-Pall. (*S. polycratica* Forsk.). Prol. greg.: 50 mm long.; aperturæ in dorso sitæ, musculi corporis 6 paralleli, lati, omnes in medio ventre interrupti, primus etiam in medio dorso: prol. solit.: 65 mm long.; apertura cloacalis in dorso, extremitas postica corporis spina breviconica acuminata terminata, musculi corporis 6, latissimi, paralleli, in medio dorso et medio ventre interrupti. Es ist aber in der Kettenform auch der 2. Muskelreif dorsal unterbrochen (Fig. V).

4. Metagenesis.

Wenn der Embryo von *S. zonaria* wie ein *Doliolum* aussieht, kommt an ihm ein Gebilde vor, das ich hier noch kurz besprechen muss: mit dem Pericardium dicht verbunden entwickelt sich der Stolo, dessen Anlage in Taf. 16 Fig. 50 abgebildet ist. Als Ausgangspunkt der Anlage dient ein runder Knopf, welcher dem Pericardium der Einzelsalpe aufliegt und mit einem bedeutend größeren, sich seitlich krümmenden und am Ende ziemlich stark aufgetriebenen birnförmigen Fortsatz verbunden ist. Der Knopf besteht aus Zellen verschiedener Größe, unter denen große innere Elemente zu unterscheiden sind. Diese gehen in den birnförmigen Körper über und bilden seine Achse. Einzelne Zellen sind nichts Anderes, als künftige Eier. Wenn wir einen Schnitt des Knopfes ansehen (Fig. 51), so finden wir schon angelegte Eier (*E*) und kleinere Zellen, die sich in die äußere Schicht des Genitalstranges fortsetzen und theilweise zur Ausbildung der männlichen Geschlechtsproducte dienen. In dieser Weise finden wir, dass die Geschlechtsproducte in der solitären Form schon angelegt sind — ein Umstand, welcher die Metagenesis der Salpen in einem ganz anderen Lichte erscheinen lässt.

Da die Frage nach der Metagenesis der Tunicaten in der letzten Zeit vielfach discutirt worden ist, und die verschiedenen Meinungen darüber schon mehrere Male erwähnt worden sind, so werde ich mich in Betreff der Litteratur ganz kurz fassen. In der Erklärung der exclusiven Geschlechtsverhältnisse der Salpen kommt Brooks den

Thatsachen ziemlich nahe, indem er die solitäre Salpe als eine Geschlechtsform annimmt, und zwar als ein Weibchen, während die Kettenformen Männchen sind, denen in exclusiver Weise die weiblichen Genitalzellen verliehen sind. Über diese Anschauung äußert sich SEELIGER¹ mit vollem Rechte so: »Da aber aus der gleichen Anlage, aus welcher das Ovarium sich bildet, auch der Hoden der Kettenform entsteht, erscheint es gerade der Speculation zu Liebe, wenn BROOKS diesen als der Kettenform, jenes als der Solitärform zugehörig betrachtet. Bei consequenter Anschauungsweise müsste er die Solitärform als hermaphroditisch, die Kettenform als ungeschlechtlich ansehen.« Theoretisch befand sich SEELIGER zwar auf dem richtigen Wege, aber seine ungenauen Beobachtungen, nach denen er das eigentliche Mesoderm des Stolo als indifferentes, embryonales Material ansah, haben ihn irre geleitet.

Den von mir erörterten Thatsachen entspricht am meisten ein der umfangreichen Schrift von WEISMANN² über Hydroiden entnommener Satz. Er sagt nämlich, der Generationswechsel der Salpen sei in einem anderen Sinne zu verstehen, »wenn nachgewiesen würde, dass die im Stolo enthaltenen Eizellen in einer phyletischen Periode in der Amme selbst lagen und reiften, oder kürzer, dass sie früher der Eierstock der solitären Salpe waren und im Laufe der Entwicklung aus ihr heraus gerückt sind«. Dies ist gerade der Fall bei *Salpa zonaria*: der Knopf ist ein wahrer Keimstock der solitären Form. Dabei sehe ich keinen Grund zu der Annahme für die Salpen, welche WEISMANN für die Hydroiden macht, dass der Eierstock ursprünglich sich in den Kettenformen angelegt habe und dann immer mehr gewandert sei, bis endlich die Keimstätte in die solitäre Salpenform hineinkam. Besäße die Kettenform ihre eigene Keimstätte, so wäre es unverständlich, warum die Genitalien sich nicht als einzelne Inselehen angelegt hätten, sondern einen gemeinsamen Strang bilden, dessen Ausgangspunkt der erwähnte knopfförmige Körper (Fig. 50, 51) der solitären Salpe ist.

Es ist schon angenommen worden, dass die allerälteste Tunicatenform ein freischwimmendes, einer *Appendicularia* ähnliches Wesen war, das keine ungeschlechtliche Fortpflanzung besaß, und dass letztere erst nach der Veränderung der Lebensweise (die freischwim-

¹ O. SEELIGER, Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. in: Jena. Zeit. Naturw. 22. Bd. 1888. pag. 403.

² A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883. pag. 294.

mende ging über in eine sessile) entstand. Diese neue Art der Fortpflanzung befand sich in Opposition mit der geschlechtlichen, da sie eine Arbeitstheilung einzuführen und die geschlechtliche Function auf das neue, durch Knospung entstandene Geschöpf zu übertragen strebte; da aber dies nicht mit einem Mal geschah, so entstanden Organismen, die sich zu gleicher Zeit geschlechtlich und ungeschlechtlich fortpflanzten. Gleiche Beispiele treffen wir bei einigen Synascidien. Die ungeschlechtliche Vermehrung — Knospung — besitzt hier noch eine morphologisch ganz primitive Form: es werden ganze Stücke des Postabdomens abgetheilt und weiter entwickelt. Bei den Salpen ist die solitäre Form, wie ich schon gesagt habe, eine hermaphroditische Geschlechtsform, deren Keimanlage (knopfförmiger Körper) möglicherweise in uralter Zeit fähig war, direct reife Geschlechtsproducte zu liefern. Da aber die Productionsfähigkeit bei den Salpen höchst gering ist, und größtentheils jede Salpe nur ein Ei liefert, so ist ein Stolo entstanden, der in intensivster Weise die Erhaltung der Art besorgte. Es konnte wohl sein, dass bei den uralten Salpen (solitäre Form) die directe Ablage der Eier dabei auch behalten wurde, aber wegen des zu geringen Nutzens in Wegfall gekommen ist. Sogar die Keimzellen gelangen, ehe sie reif werden, in den Stolo, und nur bei der *S. zonaria* trifft man in der Keimanlage der solitären Form ausgebildete Eier (Fig. 51), deren Vorhandensein auf die frühere selbständige Geschlechtsthätigkeit hindeutet. Bei der Ausbildung des Stolo wird die Keimanlage der solitären Form ganz und gar absorbiert.

Bei den Synascidien muss dieser Process nach demselben Princip vor sich gegangen sein, das heißt, die entstandene Knospe oder das Postabdomen als Stolo absorbiert nur einen Theil der Keimanlage, die möglicherweise wie eine einfache Agglomeration von Mesoderm aussieht; der andere Theil dieser Anlage wird reif und functionirt wie gewöhnlich. Bei ihnen spielt dieser Process keine untergeordnete Rolle, wie bei den Salpen, da jedes Individuum eine bedeutende Neigung zur Eiablage besitzt, also von besonderer Wichtigkeit zur Erhaltung der Art ist; desswegen ist auch die Knospung bei ihnen gar nicht so intensiv, wie bei den Salpen. Den Beobachtungen von HJORT¹ gemäß scheinen die Geschlechtsproducte auch, wie bei den Salpen, nicht in dem knospenden Individuum zu entstehen, sondern

¹ J. HJORT, Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. in: Mitth. Z. St. Neapel 10. Bd. 1893. pag. 584 ff.

von dem Mutterthier in die Knospe gebracht zu werden, und zwar schon in einem entwickelten Stadium, also als wahre Eier. Einiges scheint dieser Theorie zu widersprechen: so entstehen z. B. bei den Pyrosomen, den schönen Beobachtungen von SALENSKY¹ gemäß, die Genitalzellen in den vom Cyathozoid knospenden Ascidiozoiden, aber diese Entstehung verdankt ihren Ursprung Mesodermzellen, welche vom Cyathozoid ins Ascidiozoid übertragen sind. Die Keimzellen sind also hier auch nicht in dem knospenden Organismus, sondern in dem Mutterorganismus entstanden und den Knospen nur zeitweilig bis zu ihrer Reifung verliehen. Der Unterschied beruht nur in der Zeit, wann die Keimzellen verliehen werden: in dem einen Falle (HJORT) als reife Eier, im anderen (SALENSKY) als einfache Mesodermzellen.

Bei den Tunicaten kommt es in der Geschlechtsthätigkeit zu einer Arbeitstheilung, aber nicht im Sinne von LEUCKART, das heißt nicht in der Art, dass die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung verschiedenen Individuen und Generationen anvertraut sind, sondern in der Art, dass die eine Generation die Keimzellen nur hervorbringt (geschlechtlich und ungeschlechtlich zu gleicher Zeit), ohne sich um ihr Schicksal zu bekümmern, die andere sie nur pflegt. Die Keimzellen entstehen ausschließlich in der ersten Generation, die desswegen als Keimthier, **Gonogen**, zu bezeichnen ist, die zweite Generation ist, da sie absolut keinen Keimstoff (oder besser Keimplasma) erzeugt, also nur ein Pflgethier (wahre Amme); sie sei von mir als Bruthier, **Gonotroph**, bezeichnet. In diesem Sinne kann man hier die frühere Bezeichnung der Abwechslung von zwei Generationen als Metagenesis beibehalten. Die Arbeitstheilung erscheint in diesem Sinne viel completer als bei der früheren Bedeutung².

¹ SALENSKY, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Morph. Abth. 5. Bd. 1891 pag. 1.

² Bei vielen Synascidien sind die Geschlechtsverhältnisse dadurch verfälscht, dass das »Gonogen« seine Keimzellen, wie gesagt, nicht gänzlich dem »Gonotroph« abliefern, sondern selbst sie bis zu der Reife pflegt und also auch als Gonotroph anzusehen ist. Diese Eigenthümlichkeit hat die morphologische Verschiedenheit der zwei Generationen gänzlich vernichtet.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 14—16.

<i>Ath</i> Athemhöhle	<i>Hz</i> Hügelzellen
<i>Bl</i> Blastomere	<i>Kc</i> Kalymmoeyten
<i>Bl.h</i> Bruthöhle	<i>kl</i> Canal
<i>Bl.k</i> Blutknospe	<i>Kz</i> Keinzellen
<i>Bl.s</i> Blutsinus	<i>L</i> Leukoeyten
<i>Cl</i> Cloake	<i>m</i> Schleimschicht
<i>Ct</i> Cuticula	<i>ms</i> Muskelanlage
<i>D</i> Darm	<i>mz</i> Mesodermzellen
<i>Dch</i> Dach der Placenta	<i>N</i> Nervenrohr
<i>E</i> Ei	<i>N'</i> Nervenstrang
<i>ec</i> Ektoderm	<i>Nh</i> Nervenhöhle
<i>Ec.k</i> Ektodermkeim	<i>nph</i> Nephroeyten
<i>el</i> Elacoblast	<i>Od</i> Oviduct
<i>emb</i> Embryo	<i>pbr</i> Peribranchialröhre
<i>en</i> Entoderm	<i>Pe</i> Pericardium
<i>ep.h</i> Epithelialhügel	<i>per</i> Pericardialröhre
<i>F</i> Falte, die zur Ausbildung des Nervensystems führt	<i>pd</i> Abkömmlinge der Bruthöhlenwand
<i>Ff</i> Follicularfortsatz	<i>p.sh</i> primäre Follicularhöhle
<i>Fh</i> Faltenhülle	<i>Ph</i> Phagoeyten
<i>ft.k</i> Fettkügelchen	<i>Pl</i> Placenta
<i>g.an</i> Genitalanlage	<i>rl</i> Falten um den Embryo
<i>gn.bl</i> Gonoblasten	<i>Sch</i> Scheide des Placentarraumes
<i>g.s</i> Zellen, aus denen sich die Spermatozoen bilden	<i>Sch.g</i> schwammiges Gewebe des Elacoblastes
	<i>t</i> Tunica.

Tafel 14.

- Fig. I. Fünf Embryonen von *S. zonaria* in verschiedenen Entwicklungsstufen. 30mal vergrößert.
- Fig. II. Die nächste Entwicklungsstufe derselben Salpe mit der Ausbildung des Elacoblastes. 30mal vergrößert.
- Fig. III. Doliolumähnliches Stadium von der Seite gesehen. 30mal vergrößert.
- Fig. IV. Das folgende Stadium von dem Bauche gesehen. 20mal vergrößert.
- Fig. V. Kettenform von *S. zonaria*. Natürl. Größe.
- Fig. VI. Solitäre Form. Natürl. Größe.

Tafel 15.

Ungefähre Vergrößerungen: Fig. 7, 19—22 100 mal, 8 150 mal, 1, 2, 9, 10, 12, 13, 24, 25 200 mal, 16—18 300 mal, 3—6, 23 400 mal, 11, 14, 15 600 mal.

- Fig. 1. Querschnitt des Stolons von *Salpa zonaria*.
- Fig. 2. Querschnitt des Stolons von *S. fusiformis*.
- Fig. 3. Erste Anlage des Stolons von *S. democratica*.

- Fig. 4. Weitere Stufe bei derselben Salpe.
 Fig. 5. Der Stolo (*S. democratica*) hat sich schon bedeutend entwickelt, und der Nervenstrang hat sich angelegt.
 Fig. 6. Der nächste Schnitt derselben Stufe.
 Fig. 7. Erste Anlage des Stolons von *S. democratica*.

-
- Fig. 8. Das ausgebildete Elacoblast von *S. pinnata* mit dem Epithelhügel im Grunde.
 Fig. 9. Genitalstrang von *S. pinnata*.
 Fig. 10. Das innere Plasmanetz des Elacoblastes und lymphatische Zellen der Peripherie von *S. pinnata*.
 Fig. 11. Einzelne Zellen des Elacoblastes.
 Fig. 12. Die Hügelzellen (*Hz*) und das Eindringen ihrer Elemente in die inneren Elacoblastzellen.
 Fig. 13. Nephrocyten von *S. pinnata*.
 Fig. 14. Die Veränderung, welche die inneren Zellen des Elacoblastes erleiden.
 Fig. 15. Erscheinungen der Phagocytose bei *S. pinnata*.
 Fig. 16. Eine Seite der Placenta von *S. pinnata* mit der ihr sich anschmiegenden Faltenhülle *f*. An dieser Stelle wandern Phagocyten aus der Placenta in den Blutsinus. *Z* große Zellen, welche die seitlichen Theile der Placenta bilden.
 Fig. 17. Die gegenüberliegende Seite derselben Placenta. Im Blutsinuse heftige Cythophagie; in der Plasmaschicht des Placentadaches eine Nephrocyte.
 Fig. 18. Blutknospe von *S. pinnata*.

-
- Fig. 19, 20, 21 und 22. Verschiedenes Verhalten eines sich ausbildenden Eies von *S. bicaudata* zur definitiven Bruthöhle.
 Fig. 23. Längsschnitt eines reifen Eies von *S. bicaudata* mit Eileiter und Bruthöhle.
 Fig. 24. Eistiel von *S. zonaria* mit den 4 Eizellen.
 Fig. 25. Dasselbe Object etwas jünger, wenn die Eizellen noch eine gemeinsame Hülle haben.

Tafel 16.

Ungefähre Vergrößerungen: Fig. 43, 50 100mal, 49 150mal, 39, 41, 42, 44—48, 51 300mal, 32 450mal, 34—38, 40 600mal, 26—31, 33 800mal.

- Fig. 26. *S. bicaudata*. Das Ei bildet 4 Blastomeren.
 Fig. 27. *S. bicaudata*. Die Blastomeren des Eies sind ganz unabhängig von einander.
 Fig. 28. *S. bicaudata*. Die Blastomeren sind von den Gonoblasten unwachsen. Die primäre Follicularhöhle liegt seitlich.
 Fig. 29. Das nächste Stadium in der Entwicklung von *S. bicaudata*.
 Fig. 30. Die Zellen der Blastomeren theilen sich.
 Fig. 31. Die Blastomeren bilden einen inneren Haufen; ihre Zellen sind in Theilung begriffen.

- Fig. 32. Der Embryo wächst dem Postamente an. Die Zellen der Blastomeren theilen sich fortwährend.
- Fig. 33. Theilung der Blastomerenzellen.
- Fig. 34. Die Bruthöhle hat sich mit der Follicularhöhle vereinigt.
- Fig. 35. Die Zellen, die den Embryo aufbauen, haben sich versammelt; die Gonoblasten gehen zu Grunde.
- Fig. 36. Diese Zellen (Fig. 35) bilden eine compacte Masse.
-
- Fig. 37. Follikel von *S. costata*. Die Blastomeren, die den Embryo bilden, sind von den übrigen leicht zu unterscheiden.
- Fig. 38. Follikel von *S. costata*. Weitere Ausbildung der plastischen Blastomeren.
- Fig. 39. Der Embryo von *S. costata* wird von der Faltenhülle umwachsen.
- Fig. 40. Die Drüse, die im Grunde des Follikels von *S. costata* liegt.
- Fig. 41. Die Ausbildung der Placenta von *S. costata*.
- Fig. 42. Die kuppelförmige Placenta von *S. costata* ist ausgebildet.
- Fig. 43. Der Canal, der in die innere Höhle führt, wo sich der Embryo von *S. costata* befindet, hat sich gekrümmt.
- Fig. 44. Die embryonale Masse von *S. costata* ist der Placenta angewachsen.
-
- Fig. 45. Keim von *S. zonaria*. Die primitive Höhle verschwindet.
- Fig. 46. Keim von *S. zonaria*. Es sind quere Zellstränge zu bemerken, welche den Ort der Entstehung der Athemhöhle andeuten.
- Fig. 47. *S. zonaria*. Weiteres Stadium. Athemhöhle, Nervenhöhle und Cloake schon angelegt.
- Fig. 48. *S. zonaria*. Weitere Ausbildung der Organe.
- Fig. 49. Ein bedeutend entwickeltes becherförmiges Stadium von *S. zonaria*. Die Placenta ragt in die Athemhöhle.
- Fig. 50. Die Anlage des Genitalstranges des Stolons bei der solitären Form von *S. zonaria*.
- Fig. 51. Querschnitt derselben Anlage (Knopf) von *S. zonaria*.